This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

Über dieses Buch

Dies ist ein digitales Exemplar eines Buches, das seit Generationen in den Regalen der Bibliotheken aufbewahrt wurde, bevor es von Google im Rahmen eines Projekts, mit dem die Bücher dieser Welt online verfügbar gemacht werden sollen, sorgfältig gescannt wurde.

Das Buch hat das Urheberrecht überdauert und kann nun öffentlich zugänglich gemacht werden. Ein öffentlich zugängliches Buch ist ein Buch, das niemals Urheberrechten unterlag oder bei dem die Schutzfrist des Urheberrechts abgelaufen ist. Ob ein Buch öffentlich zugänglich ist, kann von Land zu Land unterschiedlich sein. Öffentlich zugängliche Bücher sind unser Tor zur Vergangenheit und stellen ein geschichtliches, kulturelles und wissenschaftliches Vermögen dar, das häufig nur schwierig zu entdecken ist.

Gebrauchsspuren, Anmerkungen und andere Randbemerkungen, die im Originalband enthalten sind, finden sich auch in dieser Datei – eine Erinnerung an die lange Reise, die das Buch vom Verleger zu einer Bibliothek und weiter zu Ihnen hinter sich gebracht hat.

Nutzungsrichtlinien

Google ist stolz, mit Bibliotheken in partnerschaftlicher Zusammenarbeit öffentlich zugängliches Material zu digitalisieren und einer breiten Masse zugänglich zu machen. Öffentlich zugängliche Bücher gehören der Öffentlichkeit, und wir sind nur ihre Hüter. Nichtsdestotrotz ist diese Arbeit kostspielig. Um diese Ressource weiterhin zur Verfügung stellen zu können, haben wir Schritte unternommen, um den Missbrauch durch kommerzielle Parteien zu verhindern. Dazu gehören technische Einschränkungen für automatisierte Abfragen.

Wir bitten Sie um Einhaltung folgender Richtlinien:

+ *Nutzung der Dateien zu nichtkommerziellen Zwecken* Wir haben Google Buchsuche für Endanwender konzipiert und möchten, dass Sie diese Dateien nur für persönliche, nichtkommerzielle Zwecke verwenden.

+ *Keine automatisierten Abfragen* Senden Sie keine automatisierten Abfragen irgendwelcher Art an das Google-System. Wenn Sie Recherchen über maschinelle Übersetzung, optische Zeichenerkennung oder andere Bereiche durchführen, in denen der Zugang zu Text in großen Mengen nützlich ist, wenden Sie sich bitte an uns. Wir fördern die Nutzung des öffentlich zugänglichen Materials für diese Zwecke und können Ihnen unter Umständen helfen.

+ *Beibehaltung von Google-Markenelementen* Das "Wasserzeichen" von Google, das Sie in jeder Datei finden, ist wichtig zur Information über dieses Projekt und hilft den Anwendern weiteres Material über Google Buchsuche zu finden. Bitte entfernen Sie das Wasserzeichen nicht.

+ *Bewegen Sie sich innerhalb der Legalität* Unabhängig von Ihrem Verwendungszweck müssen Sie sich Ihrer Verantwortung bewusst sein, sicherzustellen, dass Ihre Nutzung legal ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass ein Buch, das nach unserem Dafürhalten für Nutzer in den USA öffentlich zugänglich ist, auch für Nutzer in anderen Ländern öffentlich zugänglich ist. Ob ein Buch noch dem Urheberrecht unterliegt, ist von Land zu Land verschieden. Wir können keine Beratung leisten, ob eine bestimmte Nutzung eines bestimmten Buches gesetzlich zulässig ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass das Erscheinen eines Buchs in Google Buchsuche bedeutet, dass es in jeder Form und überall auf der Welt verwendet werden kann. Eine Urheberrechtsverletzung kann schwerwiegende Folgen haben.

Über Google Buchsuche

Das Ziel von Google besteht darin, die weltweiten Informationen zu organisieren und allgemein nutzbar und zugänglich zu machen. Google Buchsuche hilft Lesern dabei, die Bücher dieser Welt zu entdecken, und unterstützt Autoren und Verleger dabei, neue Zielgruppen zu erreichen. Den gesamten Buchtext können Sie im Internet unter `http://books.google.com` durchsuchen.

LIBRARY
QK
569
C47
G46

BUHR B

a39015 00008256 3b

Digitized by Google

SPEEDY BIND
Syracuse
Stockton
Digitized by Google

Untersuchungen

über die Characeen

von

Dr. K. Carl Friedrich Georg Giesenhagen,

a.o. Professor der Botanik in München.

Erstes Heft.

Mit 4 Tafeln und 60 Textfiguren.

Marburg

N. G. Elwert'sche Verlagsbuchhandlung

1902.

Digitized by Google

Digitized by Google

Vorwort.

Vor mehreren Jahren veröffentlichte ich in kleinen Abhandlungen in der Flora eine Reihe von Untersuchungen über die Characeen. Meine Absicht war, den Bau und die Lebensverhältnisse dieser interessanten, nach aussen hin so scharf abgegrenzten Gruppe nach allen Richtungen hin eingehend zu studiren, um, wenn möglich, über die verwandtschaftliche Beziehung der einzelnen Formen zu einander Schlüsse ableiten und an den gewonnenen Resultaten die allgemeinen Anschauungen über die Artbildung im Pflanzenreich, welche durch die Arbeiten von Solms-Laubach, De Vries, Wettstein u. A. wieder zur Diskussion gestellt worden sind, prüfen zu können.

Noch bevor ich dazu gekommen war, auch nur einen einzigen der allgemeinen Schlüsse, die ich aus den Einzelbeobachtungen zog, zu publiciren, ja noch ehe ich die thatsächlichen Ergebnisse, die ich in jahrelangen Untersuchungen gewonnen hatte, vollständig zum Abdruck bringen konnte, musste ich mich leider davon überzeugen, dass die Fortsetzung dieser Veröffentlichungen für mich zur Zeit nicht opportun sei. So musste die breit angelegte Arbeit vorerst ein Stückwerk bleiben, und die Separatabzüge der speciellen Abschnitte, welche bestimmt waren, zum Schluss mit dem allgemeinen Theil meiner Arbeit in Buchform zusammengefasst zu werden, lagerten seither unberührt.

Trotz der bösen Erfahrung kann ich mich nicht entschliessen, meine Untersuchungen über die Characeen für gänzlich werthlos zu halten. Es ist ja auch, soweit mir bekannt, nirgends ein absprechendes Urtheil über sie gedruckt worden.[1]) So gebe ich denn — einerseits um das in mehreren Jahrgängen weit Zerstreute zu einer einheitlichen Grundlage für spätere Bearbeitung zusammenzufassen, anderseits um endlich auch denjenigen Fachgenossen gerecht werden zu können, welche sich, indem sie mich mit werthvollem Material versorgten, ein Anrecht auf die Zusendung von Separatabzügen erworben haben — wenn auch ohne innere Befriedigung dem an sich wohlberechtigten Verlangen der Verlagsbuchhandlung nach, den Torso in seiner jetzigen Gestalt erscheinen zu lassen.

München, Ostern 1902.

K. Giesenhagen.

---

1) Vgl. Debski in Pringsheim's Jahrb. XXXII, pag. 657.

174042

Digitized by Google

Digitized by Google

Inhaltsübersicht.

	Seite
Die Wurzelknöllchen der Characeen.	
Einleitung	2
Die einzelligen Wurzelknöllchen von Chara aspera	6
Mehrzellige Bulbillen	27
Die Sternchen von Chara stelligera	39
Schluss	51
Der Bau der Sprossknoten bei den Characeen.	
Einleitung	54
Nitella gracilis	63
Nitella syncarpa	83
Nitella cernua	97
Tolypella	106
Lamprothamnus alopecuroides	110
Chara stelligera	128

Digitized by Google

Digitized by Google

„Eh bien, malgré ces nombreux travaux des botanistes qui ont étudié les Charagnes sous les différents rapports, — malgré les découvertes, auxquelles des recherches persévérantes, ingénieuses pour la plupart, les ont conduits, tout n'a pas été dit encore sur ce sujet."

Der obenstehende Satz, den Montagne vor mehr als 40 Jahren schrieb, hat auch heute noch volle Geltung, obwohl in der seither verstrichenen Zeit eine nicht geringe Anzahl umfassender und bedeutungsvoller Arbeiten zu der schon zu Montagne's Zeiten recht umfangreichen Characeenlitteratur hinzugekommen sind. Ja, man kann nicht einmal sagen, dass es sich bei erneuten Untersuchungen über die Characeen nur um eine Nachlese handelt. Wir sind wohl durch die Arbeiten zahlreicher namhafter Gelehrter, unter denen auch ein de Bary, Braun, Mettenius, Naegeli, Pringsheim, Thuret genannt werden kann, über die fast starr zu nennende Regelmässigkeit in dem Bau der Characeen und über die allgemeinsten Fragen bezüglich der Lebensvorgänge bei diesen seltsamen Pflanzen unterrichtet; auch bezüglich der systematischen Stellung, der Kenntniss und Unterscheidung der Formen und ihrer geographischen Verbreitung gehören die Characeen zu den bestgekannten Pflanzengruppen: aber auf allen Gebieten der Morphologie sowohl wie der Physiologie und Biologie harren noch zahlreiche Fragen der endgültigen Lösung, und jede erneute Untersuchung fördert neue Räthsel ans Licht und stellt neue Probleme oft von principieller Bedeutung.

Die Einfachheit und Regelmässigkeit des Baues, die Durchsichtigkeit der Zellen und der ganzen Organisation lockt immer wieder zur Beobachtung und Untersuchung und verleitet immer wieder zu dem Glauben, dass es möglich sein müsse, für die seltsamen physiologischen Phänomene, Plasmaströmung, Kern- und Zelltheilung, Wachsthum, Reizkrümmung u. a. m., die sich unverdeckt direkt unter

Digitized by Google

dem Auge des Beobachters abspielen, auch den ursächlichen Zusammenhang durch direkte Beobachtung aufzuklären. Und wenn auch das Resultat der Untersuchung weit hinter den gehegten Erwartungen zurückbleibt, so vermag es doch einen Beitrag zur Erweiterung unserer Kenntnisse zu bieten und was Einem zu erlangen versagt blieb, mag endlich Vielen erreichbar werden.

Ich bin seit mehreren Jahren mit dem Studium der Characeen beschäftigt, ursprünglich in der Absicht, Material zu gewinnen für eine zusammenfassende Darstellung, die alles, was über diese Familie bekannt ist, behandeln sollte, in der alle offenen Fragen bestimmt formulirt und nach Möglichkeit, soweit sie meiner Forschungsweise zugänglich sind, ihrer Lösung näher geführt werden sollten. Während meiner oftmals unterbrochenen Untersuchungen bin ich indess zu der Ueberzeugung gelangt, dass die mir gegenwärtig zur Verfügung stehende Zeit und Arbeitskraft für eine so umfangreiche Arbeit nicht ausreicht. Ich habe mich desshalb entschlossen, nunmehr in einer Reihe von einzelnen Abhandlungen die Resultate meiner bisherigen Untersuchungen niederzulegen und hoffe, auch so einen brauchbaren Beitrag zur Kenntniss der Characeen zu liefern.

I. Die Wurzelknöllchen der Characeen.

I.

An den im Schlamm steckenden Theilen einiger Characeen treten kleine, doch schon makroskopisch wahrnehmbare Knöllchen von weisser Farbe und verschiedener Gestalt auf, welche schon früh die Aufmerksamkeit der Sammler und Beobachter erregt haben. In früheren Zeiten hielt man diese Knöllchen für Kalkausscheidungen [1]) und begnügte sich damit, ihr Vorhandensein in den Diagnosen zu erwähnen. Später erkannte man, dass die Knöllchen mit Stärkekörnern erfüllt sind, und Montagne [2]) machte es denn in einer Arbeit über die Knöllchen von Chara stelligera wahrscheinlich, dass diese Gebilde Brutknospen darstellen, welche zur vegetativen Erneuerung und Vermehrung der Pflanze dienen. Die späteren Arbeiten über die Knöllchen der Characeen, unter denen besonders einige Abhandlungen

1) Ein schwedischer Botaniker hat sie in den dreissiger Jahren unseres Jahrhunderts gar für Molluskeneier erklärt. Al. Braun schrieb 1835 von der Chara stelligera: Die Knoten der 6zähligen Quirle gehen am untern Theil der Pflanze in 6 strahlige, weisse, steinerne Sterne über. Flora 1835 p. 55.

2) Ann. des sciences nat. 3 série XVIII p. 63.

Digitized by Google

von Durieu de Maissonneuve[1]) und je eine Arbeit von Clavaud[2]) und Wahlstedt[3]) zu nennen sind, übertrugen das Resultat, welches Montagne für die Chara stelligera gewonnen hatte, auch auf andere mit Knöllchen versehene Arten, ohne im Allgemeinen die Kenntnisse über Bau, Entwickelung und Function der Knöllchen wesentlich zu fördern.

Im fünften Band der zweiten Auflage von Rabenhorst's Kryptogamenflora hat in neuerer Zeit Migula, zugleich mit den Resultaten seiner eigenen Untersuchungen, kurz Alles zusammengefasst, was er über die Knöllchenbildung in der Litteratur fand. Ich denke, es wird den Leser am besten über den gegenwärtigen Stand der Frage orientiren, wenn ich Migula's Angaben an dieser Stelle kurz referire.

Migula unterscheidet zwischen einzelligen Wurzelknöllchen und mehrzelligen Bulbillen. Die ersteren Gebilde, welche beispielsweise bei Chara aspera vorkommen, sind aus einer einzigen kugeligen Zelle gebildet und stellen modificirte Wurzeln dar, die einzeln oder zu mehreren an kurzen Stielchen an einem Wurzelgelenk sitzen. Sie sind stärkeführende Reservestoffbehälter, welche den Winter lebend überdauern, während die übrige Pflanze abstirbt. Im Frühling entwickeln sich aus dem nächstgelegenen Wurzelgelenk und vielleicht auch aus dem Scheitel des Knöllchen neue Sprosse.

Die mehrzelligen, sternförmigen Bulbillen der Chara stelligera sind modificirte Stengelknoten, ihre Strahlen entsprechen den Blättern, meist sind deren sechs, seltener fünf oder sieben ausgebildet. Ausser den Strahlen, welche gewöhnlich aus zwei bis vier Zellen zusammengesetzt sind, enthalten die sehr regelmässig gebauten Sternchen noch einen mittleren Kranz von Zellen, welche die eigentliche Knotenzelle des Sprosses umgeben und einige der Zahl nach nicht genau bestimmte Zellen zwischen den Strahlen und zwischen den Zellen der einzelnen Strahlen. Die sternförmigen Bulbillen entstehen zu mehreren, an langen, schräg abwärts wachsenden Seitensprossen der unteren Stengelknoten. Bisweilen verzweigen sich diese Senksprosse, indem einzelne Zellen eines Knotens, welche normal zu Sternstrahlen werden, sich verlängern und durch Ausbildung von reservestoffhaltigen Knoten den Bau ihres Muttersprosses wiederholen. Die sternförmigen Brut-

1) Bull. de la soc. bot. de france 1859 p. 179 und 1860 p. 627.
2) Bull. de la soc. bot. de france 1863 p. 137.
3) Wahlstedt, Om Characeernas knoppar och öfvervintrind. Lund 1864.

Digitized by Google

knöllchen treiben im Frühling neue Sprosse, indem die Knotenzellen in den Achseln der Strahlen zu Zweigen auswachsen oder seltener, indem einzelne Strahlen eines Sternchens unter Bildung einer Scheitelzelle direkt zu neuen Sprossen werden.

Auch die mehrzelligen Bulbillen von unregelmässig erdbeerartiger Gestalt, welche bei Chara baltica und Chara fragifera beobachtet worden sind, erklärt Migula für modificirte Stengelknoten. Neben ihnen sollen bei beiden Arten auch einzellige Wurzelknöllchen vorkommen, welche in Bau und Ausbildung mit den vorhin erwähnten einzelligen Knöllchen der Chara aspera und andern übereinstimmen.

Gegenüber der ausführlicheren Mittheilung über die sternförmigen Brutknöllchen der Chara stelligera muss es auffallen, dass die Angaben über die einzelligen Wurzelknöllchen so wenig eingehend sind. Wir erfahren nicht, welche Zelle des Wurzelknotens es ist, die das Knöllchen liefert und wie das angebliche Stielchen der Knolle zu Stande kommt. Ueber die Entstehung der neuen Pflanze an den Knöllchen kann gleichfalls nur eine allgemeine Angabe gemacht werden, nur die Thatsache wird als feststehend berichtet. Der Gang der Entwickelung, welche aus einem Wurzelknoten neue Sprosse hervorgehen lässt, ist unbekannt. Ebenso sind über die erdbeerförmigen Bulbillen die Angaben sehr wenig ausführlich, wir erfahren ausser der mehr vermuthungsweise ausgesprochenen Ansicht, dass sie Sprossknoten seien, weder über ihren Bau noch über ihre Entwickelung etwas Näheres.

Zur Beantwortung der hier berührten Fragen habe ich eine Reihe von Untersuchungen angestellt; ich will im Folgenden versuchen, das Resultat derselben im Zusammenhang darzustellen.

Ich beginne meine Darlegung mit den einzelligen Bulbillen von Chara aspera, welche Al. Braun in seiner Arbeit über die Saftströme der Characeen [1]) als kümmerliche einzellige Blätter bezeichnet. Die Chara aspera ist eine weit verbreitete Pflanze, sie kommt in ganz Europa, im nördlichen Afrika und in Nordamerika vor. In Deutschland ist sie besonders in den Küstenländern und im südlichen Gebiet nicht selten. Ich fand die Art ausser an vielen andern bayerischen Standorten in Menge in einigen kleinen Teichen im Ueberschwemmungsgebiet der Isar nahe bei München und bei Grosshesselohe. Dieser Umstand machte es mir möglich, die Entwickelung und das Verhalten der Pflanze zu jeder Jahreszeit in der freien Natur

1) Monatsberichte der Akademie der Wissensch. Berlin, 17. Mai 1852.

Digitized by Google

zu beobachten und jeder Zeit lebendes Untersuchungsmaterial zu gewinnen. Ausserdem ist es nicht schwer, die Chara aspera im Glasgefäss zu cultiviren. Ich nehme die Gelegenheit, um einige allgemeine Bemerkungen über die Cultur der Characeen hier einzuschalten. Ich benütze für diese Culturen meist cylindrische Glasgefässe, welche 30 cm hoch und 25 cm breit sind. Der obere Rand ist rauh abgeschliffen und wird mit einer Glasplatte bedeckt. Auf den Boden des Gefässes wird eine 4 bis 5 cm dicke Schicht von gut gekochtem lockerem Torf gelegt und diese Schicht mit ziemlich grobkörnigem Quarzsand etwa 2 cm hoch überdeckt. Der Sand muss vorher gut ausgewaschen oder besser noch einige Stunden gekocht werden. Migula legt die Torfstücke auf den Sand, was wohl den gleichen Erfolg hat, aber nicht so gut aussieht.[1]) Für die Wasserfüllung habe ich mit gutem Erfolg filtrirtes Regenwasser verwendet. Wo es zur Verfügung steht, leistet nicht zu kalkhaltiges, klares Bach- oder Teichwasser ziemlich dieselben Dienste. In Berlin habe ich sogar in dem an organischen Stoffen sehr reichen Wasser des Landwehrkanals gute Culturen erzogen. Bisweilen kommt es dabei freilich vor, dass die Bacterien in den Gefässen überhand nehmen, was sich durch die leichte Trübung und den unangenehmen Geruch des Wassers augenblicklich verräth. In solchem Falle muss das Wasser rechtzeitig durch frisch filtrirtes ersetzt werden. Sehr häufig siedeln sich, besonders wenn man Bach- oder Teichwasser für die Culturen verwendet, an den Wänden des Gefässes und auch auf den cultivirten Characeen niedere Algen in so dichten Massen an, dass sie die Culturpflanzen wesentlich beeinträchtigen und man genöthigt wird, Abhilfe zu schaffen. Bei kräftigeren Characeen kann man eine grössere Wasserschnecke, etwa Limax paludosa, als Wasserpolizei in das Gefäss bringen, die dann die lästigen Eindringlinge nicht allzu kräftig werden lässt. Cultivirt man zartere Formen, so muss man sich durch Erneuern des Wassers und Abwischen der Glaswände zu helfen suchen, und mit der Pincette die Algenflocken so viel als möglich aus dem Characeenrasen herauszupfen. Am einfachsten ist es freilich, in weniger keimhaltigem Wasser eine neue Cultur anzusetzen. Zur Bepflanzung benutzt man bei Chara aspera am besten die im Winter oder Vorfrühling eingesammelten, vor Austrocknung bewahrten Wurzelknöllchen, welche vorsichtig in reinem Wasser ausgewaschen und möglichst von den anhängenden Sprossstücken befreit, einfach

1) Richter verwendete als Bodenfüllung für die Culturgefässe gut ausgefaulte Sumpferde. Flora 1894, p. 399.

Digitized by Google

in das Gefäss gesenkt werden. Bei andern Arten verwendet man abgeschnittene Sprossknoten, die auf den Sand gelegt oder oberflächlich in denselben eingescharrt werden können. Manche Arten sind ausserordentlich zählebig, jeder Sprossabschnitt regenerirt sich mit Leichtigkeit. So cultivire ich seit mehr als drei Jahren einen schönen Rasen von Nitella gracilis, welcher aus wenigen Sprossstücken erzogen worden ist, die mir in feuchtem Fliesspapier als Muster ohne Werth aus dem bayerischen Wald durch die Post zum Bestimmen übersandt worden waren. In andern Fällen gelingt der Anbau von Characeen im Glasgefäss bei der angegebenen Methode nicht so leicht, ohne dass sich sicher feststellen lässt, welche Umstände an dem Misserfolg die Schuld tragen. Oft bietet dann noch die Aussaat reifer Sporen ein Mittel zur Erlangung einer Cultur. Wenn man die Characeen im Glasgefäss aus Brutknöllchen oder Stengelinternodien erzieht, ist es vortheilhaft, das Gefäss von Anfang an mit Wasser bis wenige Centimeter unter dem Rande zu füllen, so dass die Gefässe längere Zeit, ohne dass man nachzufüllen braucht, unberührt stehen können. Wird eine Nachfüllung nöthig, so ist darauf zu achten, dass das hinzugefügte Wasser dieselbe Temperatur hat, wie das Wasser im Gefäss und dass durch das Einfüllen keine zu starke Bewegung in der Wassermasse erzeugt und das Wasser nicht getrübt wird. Man findet gewöhnlich angegeben, dass für die Aufstellung der Culturgläser mit Characeen am besten ein Zimmer mit Nordfenstern geeignet ist, und diese Angabe ist insofern richtig, als man an einem solchen Platz keinerlei Vorrichtungen zur Verhinderung der zu starken Erwärmung des Wassers und der zu grellen Beleuchtung durch direktes Sonnenlicht zu treffen braucht. Indessen kann man auch an jedem anders gerichteten Fenster bei einiger Vorsicht gute Culturen halten. In Pringsheim's Laboratorium standen meine Culturen zum Theil unmittelbar vor einem Südfenster, das während der heissen Sommermonate durch einen weissen Vorhang verhängt war. Es handelte sich dort freilich nur um die verhältnissmässig leicht zu cultivirende Chara fragilis und Chara foetida. Wenn das Zimmer hell genug ist, so ist es ziemlich gleichgültig, ob man die Culturgefässe direct vor ein Fenster stellt oder ob dieselben einige Meter vom Fenster entfernt ihren Platz bekommen.

II.

Kehren wir nun zu Chara aspera zurück und suchen wir uns zunächst über den Bau der ausgewachsenen Knöllchen zu informiren.

Digitized by Google

Man findet die Knöllchen in der freien Natur zu jeder Jahreszeit an den im Schlamm steckenden Theilen der zierlichen Pflanzen vor. Besonders zahlreich sind dieselben während des Herbstes und Winters, indess fehlen sie auch im Sommer nicht gänzlich. Die Knöllchen erscheinen dem blossen Auge meist als weisse Kügelchen von etwa 1 mm Durchmesser oder als Spindeln, sie sitzen meist einzeln oder zu zwei bis drei, seltener zu vier, an zarten glashellen Fäden, welche an den untern Sprossknoten der Pflanzen entspringend, im Schlamme abwärts wachsen. Man bezeichnet diese Fäden bekanntlich als die Wurzeln der Characeen und unterscheidet sie von den Sprossen, abgesehen von der Wachsthumsrichtung und dem Mangel an Chlorophyll, hauptsächlich durch die Art der Zelltheilung oder besser durch die Richtung der ersten Theilungswand. Während im Spross die erste Theilungswand annähernd quer zur Längsrichtung der Centralzelle auftritt, ist die erste Theilungswand in der Endzelle einer Haarwurzel S-förmig gebogen und steht in ihrem mittleren Theil meist vollständig parallel zur Längsrichtung der Zelle, so dass, wie A. Braun sich ausdrückt, die aus der Theilung hervorgehenden Zellen zwei umgekehrt mit den Sohlen aneinandergelegten Füssen gleichen. Ich werde in einer späteren Abhandlung Gelegenheit haben, auf diesen angeblich durchgreifenden Unterschied zwischen Spross und Wurzel zurückzukommen. Hier begnügen wir uns mit dem Hinweis, dass unter normalen Verhältnissen das Vorhandensein der S-förmigen Theilungswand wohl als ein Charakteristikum für die Wurzel angesehen werden kann.[1]) An der Fussspitze der rückwärtsliegenden Theilzelle (nicht an der Ferse, wie versehentlich Migula angibt) entsteht nun durch weitere Zelltheilungen ein Verzweigungsknoten, aus dem die Seitenwurzeln hervorsprossen, welche dünner sind als die Hauptwurzel, im Allgemeinen aber die Bauverhältnisse derselben wiederholen.

Diese Verzweigungsknoten sind es auch, welche bei Chara aspera zugleich mit den Seitenwurzeln den Wurzelknöllchen den Ursprung geben. Häufig treten auch an den auf gleiche Weise zu Stande kommenden Verzweigungsknoten der Seitenwurzeln neben Seitenwurzeln höherer Ordnung einzelne Knöllchen auf.

Migula gibt an, dass die Wurzelknöllchen bei Chara aspera an kurzen Fädchen an einem Wurzelgelenk stehen und und bildet einen Fall ab, in welchem die gezeichneten Knöllchen zarte Stielchen besitzen, deren Länge etwa den Durchmesser eines Knöllchens erreicht. Ich habe diese Anordnungsweise nie angetroffen, vielmehr fand ich, dass

1) Rabenhorst, Kryptogamenflora Bd. V p. 9.

Digitized by Google

die Knöllchen stets unmittelbar und in derselben regelmässigen Weise an den Wurzelknoten angewachsen waren, so dass ich zu der Annahme gelangt bin, dass der von Migula beobachtete Fall, wenn anders nicht eine Sinnestäuschung dem sorgfältigen Beobachter einen Streich gespielt hat, nur eine äusserst seltene Ausnahme von der Regel darstellen kann.[1])

Um die Anheftungsweise der Knöllchen an dem Wurzelgelenk richtig zu verstehen, müssen wir uns zunächst daran erinnern, welche Theilungsvorgänge sich in der Knotenzelle des Wurzelgelenkes vollziehen. Die Fig. 1 stellt die aufeinanderfolgenden Stadien eines einfachen Falles von Wurzeltheilung bei Chara aspera dar. Die Abbildungen I bis III sind von der Seite, IV bis VI von vorne gesehen. Nachdem die schief gestellte, S-förmige Wand ausgebildet ist (I), entsteht (II) an der am weitesten abwärts reichenden Seite der älteren Zelle, welche also in dem von A. Braun gewählten Vergleiche der Fussspitze entspricht, unmittelbar über der Theilungswand eine Hervorwölbung. Nach einer weiteren mitotischen Theilung des Kerns der Zelle wird das vorgewölbte Ende durch eine schräge Wand, welche sich an die S-förmige Querwand ansetzt, von der Bodenzelle abgeschnitten (III). In andern Fällen ist diese Wand uhrglasförmig und schneidet, ohne die erste Wand zu berühren, eine linsenförmige Zelle von dem vorgewölbten Ende der oberen Fadenzelle ab. Die so entstandene Zelle theilt sich durch eine senkrechte Wand in eine rechte und eine linke Hälfte (IV). Jede der Hälften wird durch horizontal oder etwas schräg gerichtete Wände in einzelne Abschnitte zerlegt (V), von welchen die Entstehung seitlicher Organe ausgehen kann (VI).

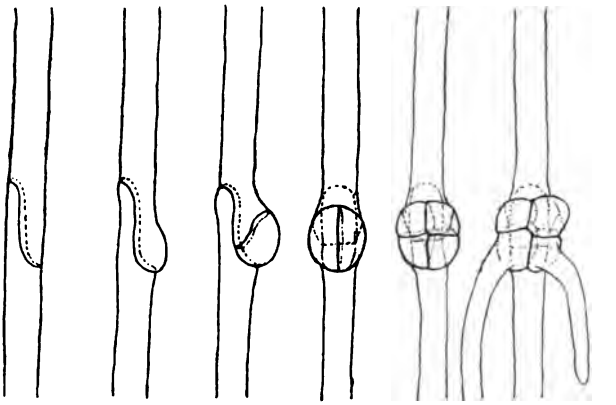


Fig. 1. Chara aspera. Aufeinanderfolgende Stadien bei der Ausbildung eines Wurzelknotens. 45/1.

1) Vergl. hierzu auch De Bary in Bot. Zeitg. 1875 p. 412.

Digitized by Google

Der in den Figuren dargestellte einfachste Fall, dass aus den Theilzellen der Knotenzelle direct wieder Seitenwurzeln hervorgehen, kommt an dünneren Wurzelfäden häufiger vor, ich werde in einer späteren Abhandlung noch Gelegenheit finden, auf diesen Punkt zurückzukommen. Gewöhnlicher tritt indess noch eine weitere Zertheilung der vier primären Knotenzellen ein; bei der Entstehung von Wurzelknöllchen ist das die ausnahmslose Regel.

Wir finden nämlich bei allen erwachsenen Knöllchen, gleichviel wie gross die Zahl derselben am einzelnen Wurzelknoten ist, zwischen der kugeligen oder spindelförmigen Zelle, in welcher die Stärkekörner abgelagert sind, und der Fadenzelle des Wurzelhaares eine Schicht von Knotenzellen eingeschaltet, deren Zahl und Anordnung nicht in allen Fällen übereinstimmt.

Bei der Kleinheit des Objectes und bei der durch die Stärkekörner bewirkten Erschwerung der Präparation war es nicht leicht, über die Anordnung der Zellen in dem Basalknoten der Knöllchen Aufschluss zu bekommen; ich habe Hunderte von Knöllchen geschnitten, bis es mir gelang, deutliche Präparate zu erlangen.

Ich will versuchen, an der Hand einiger nach der Natur gezeichneter Abbildungen die Sachlage zu erörtern. In Fig. 2 ist ein Präparat dargestellt, welches von einem Wurzelknoten mit nur einem kugeligen Knöllchen gewonnen wurde. Die mit Stärkekörnern erfüllte Zelle des Knöllchens ist bis auf ein kalottenförmiges Stück der Zellwand in der Nähe der Ansatzstelle fortgeschnitten und die Stärkekörner aus dem Reststück sind völlig herausgewaschen. Die Fig. 2*A* zeigt uns das kalottenförmige Stück der Knöllchenzelle von aussen, F_I—F_{II} ist der Abschnitt des Wurzelfadens, welcher den Verzweigungsknoten trägt. In der Mitte des Fadenstückes ist die erste S-förmige Theilungswand erkennbar. Die Theilzellen des Verzweigungsknotens, welche nicht an der Knöllchenbildung theilgenommen haben, sind unter vielfachen Zelltheilungen zu einem maulbeerartigen Zellhaufen herangewachsen, von welchem einzelne Seitenwurzeln ausgehen. Die Zellen des Haufens enthalten keine Reservestärke. Fig. 2*B* zeigt dasselbe Präparat um 180° gedreht, so dass man in die Höhlung des kalottenförmigen Abschnittes der Knöllchenzelle hineinblicken kann. Am Grunde der Knöllchenzelle, welche im Allgemeinen eine sehr dicke Wand besitzt, ist eine kreisförmig umschriebene dünnere Wandstelle sichtbar, welche die Verbindung der Knöllchenzelle sowohl mit der primären Knotenzelle, aus welcher sie hervorgegangen ist, als auch mit einzelnen Zellen des maulbeerartigen Zellhaufens darstellt. Die unmittelbar an

Digitized by Google

der dünnen Wandstelle angrenzenden Zellen sind mit gelblichem körnerreichem Protoplasma dicht erfüllt, welches am frischen Präparat vielleicht nur infolge der Verletzung der Nachbarzelle das Phänomen der Rotation zeigte. Vacuolen sind in ihnen nicht sichtbar.

Nur selten ist die Zahl der Zellen, welche keine Stärke führen an dem Wurzelknoten, so gross wie in dem in Fig. 2 dargestellten Falle. Besonders wenn mehr als ein Knöllchen an einem Knoten sich entwickeln, lässt sich die Zahl und Anordnung der nicht zu Reserve-

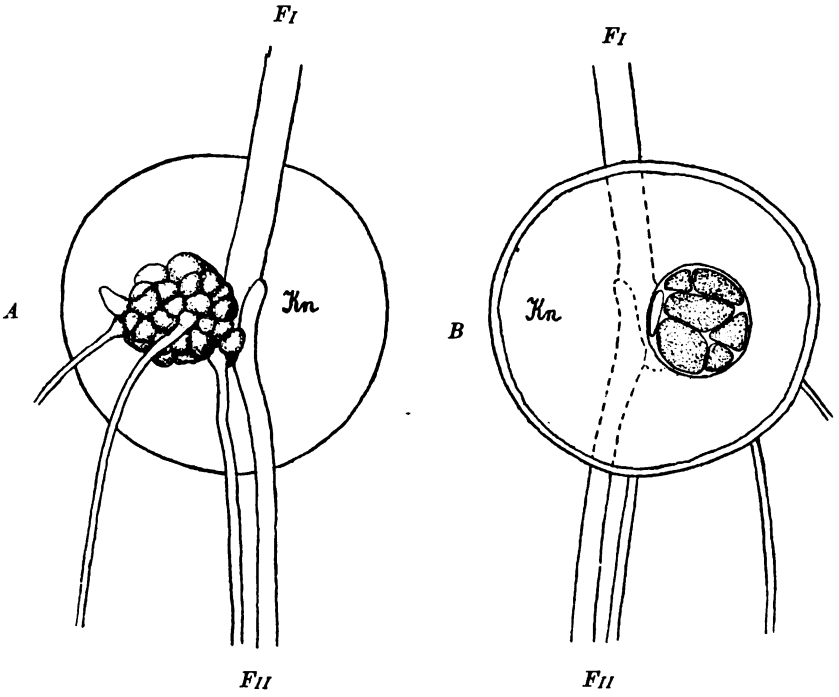


Fig. 2. Chara aspera. Wurzelfaden F_I—F_{II} mit dem kalottenförmigen Reststück eines theilweise fortgeschnittenen Knöllchens *Kn*. *A* von aussen, *B* von innen. 45/1.

stoffbehältern werdenden Zellen des Knotens leichter übersehen. So stellt Fig. 3 einen Fall dar, in welchem an einem Wurzelknoten zwei Knöllchen von spindelförmiger Gestalt entwickelt waren. Aus der Stellung der Knöllchen ist ohne Weiteres zu ersehen, dass sie den beiden unteren der vier primären Abschnitte der Knotenzelle entsprechen. Aus den beiden oberen Abschnitten haben sich nur kleine Zellgruppen entwickelt. Die Verbindung der Knolle mit der Faden-

Digitized by Google

zelle vermittelt jederseits eine einfache Schicht aus wenigen Zellen, von denen in der Figur eine an der Basis jedes Knöllchens sichtbar ist.

Die Zusammensetzung dieser Schicht an der Basis der Knöllchen ist, wie schon oben angedeutet wurde, nicht in allen Fällen gleichartig, indessen lässt sich ganz allgemein das Vorhandensein einer Centralzelle constatiren, welche die directe Verbindung zwischen der Fadenzelle und dem Knöllchen vermittelt und in welcher wenigstens zeitweise kleine Körner von transitorischer Stärke nachgewiesen werden können. Neben dieser den Rest der primären Knotenzelle darstellenden Centralzelle liegen einige Zellen, welche als Tochterzellen der ersteren anzusehen sind. Am besten lässt sich die Sachlage an Längs- und Querschnitten durch die Basis der Knöllchen übersehen.

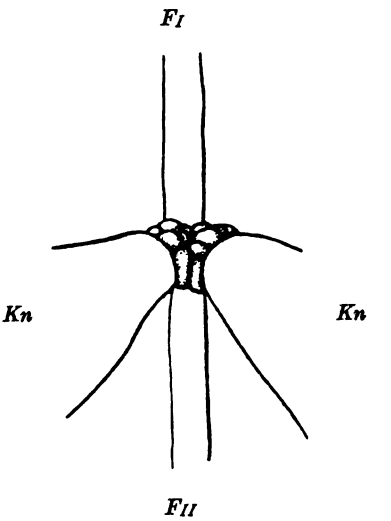


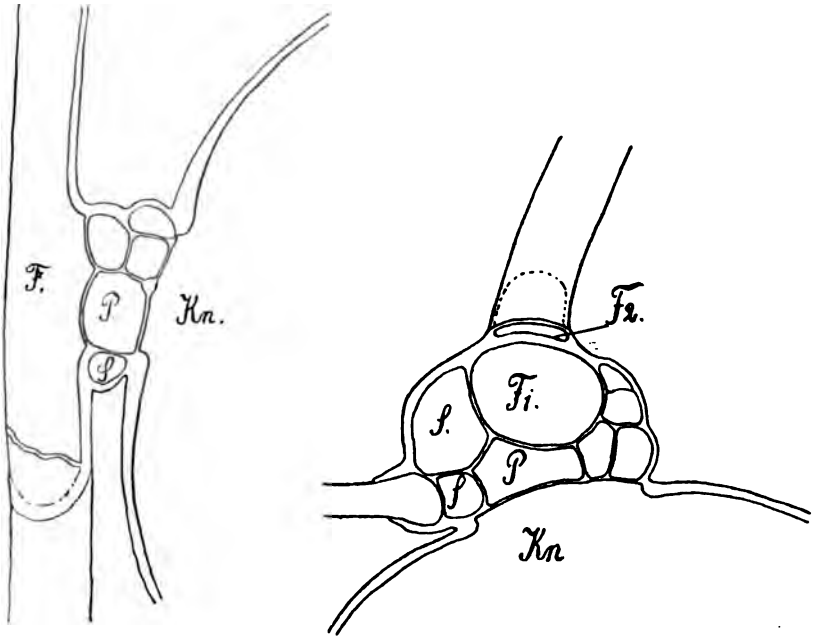
Fig. 8. Chara aspera. Wurzelfaden F_I—F_{II}, welcher an seinem Knoten zwei spindelförmige Knöllchen *Kn* trägt. 45/1.

Fig. 4 *A* stellt einen Längsschnitt durch die Basis eines kugeligen Knöllchens dar. Von den fünf Zellen, welche zwischen dem Knöllchen und der Fadenzelle liegen, ist die grösste, in der Figur mit *P* bezeichnete die Centralzelle, d. i. der Rest der primären Knotenzelle, aus welcher sich das Knöllchen entwickelt hat. Die darunter liegende kleinere Zelle ist eine von den wenigen seitlichen Abkömmlingen der primären Knotenzelle. Die drei übrigen Zellen sind aus einer andern primären Knotenzelle, welche kein Knöllchen bildete, hervorgegangen. In Fig. 4 *B* ist ein Querschnitt durch einen Wurzelknoten gezeichnet, an welchem nur ein einziges Knöllchen entwickelt war. F_I ist die Zelle des Wurzelfadens, welche den Verzweigungsknoten entwickelt hat. F_{II} ist ein kurzes, der Fusspitze entsprechendes Stück der nächst unteren Fadenzelle, zwischen beiden die S-förmige Wand im Querschnitt. In der Zellgruppe zwischen dem Knöllchen und der Fadenzelle erkennen wir auch hier leicht in der Centralzelle *P* den Rest der primären Knotenzelle, die rechts davon liegende Zellgruppe gehört der benachbarten primären Knotenzelle an, während die links liegenden Zellen *S*, *S'*, *S''* die seitlichen Tochterzellen derselben primären

Digitized by Google

Knotenzelle sind, aus welcher sich das Knöllchen entwickelt hat. Die Centralzelle *P* bleibt, soweit meine Erfahrung reicht, in der Folge ungetheilt und ist keiner weiteren Entwickelung fähig, während die seitlichen Tochterzellen der primären Knotenzelle sich weiter theilen oder direct zu seitlichen Organen auswachsen können.

Wenn wir unsere Betrachtung auf die Abkömmlinge einer einzelnen primären Knotenzelle beschränken, so können wir die Zellanordnung hier etwa mit der Zellanordnung im Blatt einer Chara ver-



A *B*

Fig. 4. Chara aspera. *A* Längsschnitt, *B* Querschnitt eines Wurzelknotens, welcher ein Knöllchen trägt, *Kn* Knöllchen, *F* Fadenzelle, welche den Knoten trägt, *P* Centralzelle, *S* peripherische Knotenzellen. 110/1.

gleichen. Wie dort zwischen zwei Internodien eine Gruppe von Knotenzellen liegt, welche aus einer nicht weiter entwickelungsfähigen Centralzelle und einem Kranz seitlicher weiter wachsthumsfähiger Zellen besteht, so folgt auch hier auf die einem Internodium entprechende Fadenzelle der Wurzel zunächst ein Knoten, bestehend aus einer centralen ausgewachsenen Zelle *P* und einigen entwickelungsfähigen seitlichen Zellen *S*. Die Stärke führende Zelle des Knöllchens selber müssen wir dementsprechend als eine Internodialzelle ansehen,

Digitized by Google

Bevor wir zur Besprechung der Eigenschaften dieser Internodialzelle übergehen, haben wir noch auf eine Beziehung zwischen der Zahl und der Stellung der Knöllchen an den Wurzelknoten einen Blick zu werfen. Wir haben gesehen, dass bei der ersten Theilung des Wurzelknotens vier primäre Knotenzellen gebildet werden (vergl. Fig. 1, V.), von denen jede den Ausgangspunkt für die Entstehung eines Knöllchens darstellen kann. Die vier Knotenzellen sind indess nicht in gleichem Grade für die Knollenbildung disponirt. Am meisten begünstigt sind offenbar die beiden unteren; denn wenn nur ein oder zwei Knöllchen an einem Wurzelknoten vorhanden sind, so sind dieselben stets aus den unteren Knotenzellen hervorgegangen,

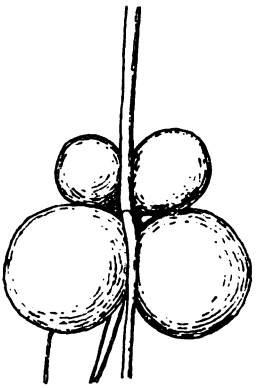


Fig. 5. Chara aspera. Wurzelknoten mit vier Knöllchen. 15/1.

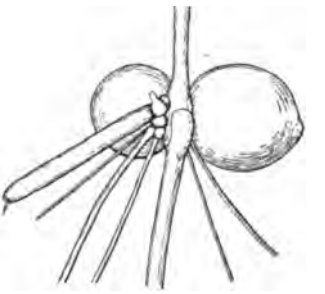


Fig. 6. Chara aspera. Wurzelknoten mit zwei kugeligen und einem cylindrischen Knöllchen. 22/1.

erst wenn drei oder vier Knöllchen gebildet werden, können auch die beiden oberen primären Knotenzellen an der Ausbildung theilnehmen, und häufig erkennt man, wie in dem in Fig. 5 dargestellten Falle, auch dann an der Grösse der Knöllchen leicht, dass die unteren primären Knotenzellen hinsichtlich ihrer Versorgung mit Reservestärke die Meistbegünstigten sind. Uebrigens kommt häufig genug der Fall vor, dass, selbst wenn drei oder mehr Knöllchen am Wurzelgelenk vorhanden sind, die beiden oberen Knotenzellen von der Ausbildung der Reservestoffbehälter keinen Antheil haben. Ein solcher Fall ist in Fig. 6 dargestellt. Dort ist neben zwei annähernd kugeligen ein fast cylindrisches Knöllchen vorhanden, welches direct aus dem Basalknoten eines der ersteren entspringt. In Fig. 6a ist ein Präparat gezeichnet, an welchem der Ursprung eines solchen secundären

Digitized by Google

die Aussenfläche derselben durch sehr zahlreiche Risse uneben. Die Richtung der Risse ist vorwiegend parallel der Richtung von der Basis des Knöllchens zur Spitze. Mikrotomschnitte der Wand lassen erkennen, dass die Risse durch mehrere der äussern Schichten der Zellwand nach innen reichen, niemals aber bis zur Hälfte der Wanddicke nach innen vordringen. Da an den jugendlichen, noch nicht zur definitiven Grösse herangewachsenen Knöllchen die Wand auch aussen völlig glatt ist, so muss die rissige Beschaffenheit der äussern Wandschichten dadurch zu Stande kommen, dass die älteren Wandschichten, nachdem sie von neugebildeten von innen her überlagert worden sind, der durch das Wachsthum des Zellinhaltes ausgeübten Dehnung nicht mehr nachzugeben vermögen, sondern quer zur Richtung der grössten Spannung, d. i. in der Meridianrichtung, an zahlreichen Stellen einreissen.

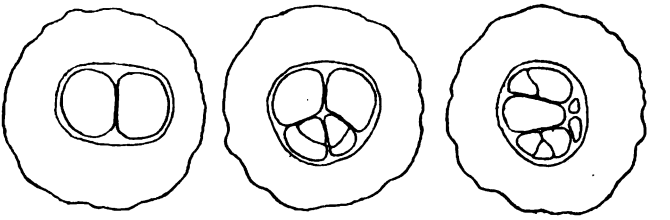
Den der Menge nach vorwiegenden Inhaltsbestandtheil bildet in der erwachsenen Internodialzelle des Knöllchens die Stärke, welche in Form rundlicher, scheibenartig abgeflachter Körnchen abgelagert ist (s. Tafel I Fig. 11). Die grössten Stärkekörner erreichen eine Länge bis zu 0,15 mm; neben ihnen finden sich alle Abstufungen bis herab zu den kleinsten Körnchen. An den grösseren Körnchen erkennt man leicht eine concentrische Schichtung, welche, ähnlich wie bei der Vicieenstärke, um einen länglichen, am trockenen Stärkekorn als rissige Höhlung erscheinenden Kern angeordnet ist. Die weitaus grösste Mehrzahl der Körner ist einfach und sehr vereinzelt finden sich meist kleinere Körnchen, welche zwei Schichtencentren aufweisen, also Zwillingsbildungen sind, oder grössere Körner, denen wie bei manchen Körnern der Sagostärke kleinere Theilkörner aufsitzen.

An den Stärkekörnern frischer Knöllchen lässt sich in Jod-Jodkalium leicht eine zarte gelbgefärbte Hülle nachweisen, welche den Körper der Leucoplasten darstellt. Bringt man frische Stärkekörner in Wasser, so sieht man gelegentlich den Leucoplasten aufquellen und sich als hyaline Blase von dem Körper des Stärkekorns abheben. Nach kurzer Zeit platzt die Blase und entlässt mit einem Ruck das Stärkekorn. In der gänzlich mit Stärke erfüllten Zelle ist der Protoplasmaleib wabenartig zwischen den Stärkekörnern ausgebreitet. Es gelang mir nicht, mit Sicherheit zu constatiren, ob nur ein einziger Zellkern vorhanden ist, oder ob, wie sonst in den Internodialzellen, eine Fragmentation des Kernes stattgefunden hat.

Die Zellengruppe, welche an dem der Basis gegenüberliegenden Ende des Knöllchens gelegen ist, entspricht ihrer Natur nach einem Verzweigungsknoten, in welchem sich im Allgemeinen die Zelltheilungs-

Digitized by Google

folge in gleicher Weise abspielt wie in dem primären Verzweigungsknoten des Wurzelfadens. Fig. 8*B* zeigt einen nicht gerade selten vorkommenden Fall von Zellanordnung in der apicalen Zellengruppe des Knöllchens. In der einen Zelle, welche den Ursprung der ganzen Gruppe bildete, ist eine Halbirungswand aufgetreten, in jeder Tochterzelle hat eine weitere Theilung stattgefunden, so dass vier Knotenzellen entstanden. Die beiden unteren derselben haben schon weitere Theilungen erfahren, indem an der Spitze eine Scheitelzelle abgeschnitten wurde, welche in der Figur nicht sichtbar ist; und indem das als Knoten bleibende Stück in eine nicht weiter entwickelungsfähige Centralzelle und in eine Randzelle getheilt wurde, welch letztere als Ausgangspunkt für die Entstehung von seitlichen Organen dienen kann. Figur 8*A* stellt einen Fall dar, in welchem nur die erste Theilungswand in der Knotenzelle aufgetreten war. Die eine der Tochterzellen hatte sich, was aus der Figur nicht ersichtlich, direct weiter entwickelt, indem an der auswachsenden Zelle eine Scheitelzelle abgegrenzt war, aus welcher sich ein neuer Verzweigungsknoten entwickelt hatte, dem einige Haarwurzeln entsprangen, während die Scheitelzelle selbst für spätere Entwickelung disponibel war. Endlich ist in Fig. 8*C* ein Fall gezeichnet, in welchem die beiden Theilhälften des an der Spitze des Knöllchens liegenden Knotens ungleich ausgebildet waren. Die in der Figur nach rechts gelegene Hälfte hat nur wenige Theilungen erfahren, die aus ihr hervorgegangenen Zellen sind zu Wurzelhaaren ausgewachsen. Die andere Seite des Knotens zeigt dagegen eine grössere Anzahl von Theilungswänden, durch welche dieselbe in drei primäre Knotenzellen zerlegt wurde, von denen die beiden äusseren nach Ausbildung einer Scheitelzelle schon wieder in bekannter Weise in eine centrale Zelle und in seitliche Zellen getheilt sind.



A *B* *C*

Fig. 8. Chara aspera. Verschiedene Fälle der Zellanordnung in der apicalen Zellgruppe eines Knöllchens. 82/1.

Die Wandstelle, durch welche die apicalen Knotenzellen von der stärkehaltigen Zelle des Knöllchens getrennt werden, ist ebenso

Digitized by Google

wie die Wandstelle an der Basis des Knöllchens unverdickt. Da die Knotenzellen nur flach sind, so ragen sie wenig über die äussere Oberfläche der Knöllchenzelle hervor und da andererseits ihre nach aussen liegende Wand fast ebenso stark verdickt ist als die Wand des Knöllchens, so gewinnt man auf Längsschnitten des Knöllchens den Eindruck, als ob die Zellen des apicalen Knotens gewissermassen in die Wand des Knöllchens eingebettet sind, wie das die Fig. 13 auf Tafel I erkennen lässt. Die Figur wurde nach einem Mikrotomschnitt gezeichnet. Die grössere Zelle links ist die Knotenzelle, nach aussen hin ist von derselben bereits eine Scheitelzelle abgeschnitten, eine weitere Theilungswand der Knotenzelle ist in dem Schnitt nicht getroffen.

Das Knöllchen, von welchem das in der Fig. 13 der Tafel I dargestellte Präparat gewonnen wurde, war frühzeitig im Herbst eingesammelt, und es mag damit in Zusammenhang stehen, dass die apicale Zellgruppe noch so wenig entwickelt war. In andern Fällen ist die Zahl der Zellen in der Gruppe am Knöllchenscheitel bedeutend grösser, wie das ja aus den Flächenansichten in Fig. 8 auf Seite 17 schon hervorgeht. Sehr häufig haben sich einzelne seitliche Zellen zu Wurzeln entwickelt, so dass das aus dem Schlamme gezogene Knöllchen an seinem Scheitel ein Haarbüschel trägt. Man könnte die Entstehung von Wurzeln aus dem Scheitel des Knöllchens schon als ein Moment der Keimung ansehen. Da indess aus den an der Knöllchenbasis liegenden Zellgruppen, wie wir früher gesehen haben, Haarwurzeln entspringen, welche die nöthige Wasserzufuhr zum Knöllchen vermitteln können, so ist die Wurzelbildung am Scheitel nicht unbedingt für die Weiterentwickelung erforderlich. Ich habe mehrfach keimende Knöllchen untersucht, welche am Scheitel zunächst nur Sprossanlagen entwickelten.

Für die Entstehung seitlicher Organe sind, wie wir gesehen haben, Zellen in grösserer Anzahl disponibel, nämlich zunächst die Zellen an der Basis des Knöllchens mit Ausnahme der einen, die wir, entsprechend der Braun'schen Bezeichnungsweise, als Centralzelle bezeichnet haben, sodann die Scheitelzellen und seitlichen Knotenzellen der apicalen Gruppe. Zum Theil werden diese Zellen für die Wurzelbildung verwendet, zum Theil aber bilden sie den Ursprung von Sprossanlagen, welche im Frühling hervortretend die Pflanze regeneriren.

Gewöhnlich entstehen an jedem Knöllchen mehrere Sprossanlagen, wobei die Zellen des basalen Knotens bevorzugt erscheinen. Indessen können auch die Vegetationspunkte an der Spitze des Knöllchens Sprossanlagen liefern, wie das aus der nach der Natur gezeichneten Fig. 9

Digitized by Google

ohne Weiteres ersichtlich ist. Die Sprossanlagen stellen sich in allen Fällen nach Form und Entwickelungsgang als Zweigvorkeime dar, die sich indessen wie es scheint, von den bei der Sporenkeimung entstehenden Vorkeimen durch ihr Verhalten unterscheiden. Al. Braun gibt nämlich an, dass bei Chara aspera, im Gegensatz zu andern Arten, der Vorkeimquirl gewöhnlich unausgebildet bleibt und weder Blätter, noch Sprosse hervorbringt, während der einzige Spross zweiter Generation vom Wurzelknoten erzeugt wird. Ich fand dagegen bei den aus Knöllchen erwachsenen Sprossen den Vorkeimquirl normal entwickelt mit einem oder gelegentlich zwei Sprossen zweiter Ordnung; daneben erwuchs meistens aus dem Wurzelknoten ein weiterer Spross zweiter Ordnung.

Um über diesen Punkt volle Klarheit zu erlangen und die Zelltheilungen lückenlos beobachten zu können, verwendete ich eine Methode, welche auch bei andern später zu erwähnenden Untersuchungen angewendet wurde und deren Beschreibung mir desshalb nicht überflüssig erscheint. Es handelt sich um eine Cultur der Characeensprosse unter Deckglas. Die Objectträger, welche ich für diesen Zweck verwende, messen 55×75 mm, die Deckgläser sind quadratisch bei einer Seitenlänge von 34 mm. Auf die Mitte des Objectträgers wird zunächst mit einer Pipette ein ziemlich grosser Wassertropfen gebracht, der aus einem Glase genommen ist, in welchem seit längerer Zeit Characeen cultivirt wurden.

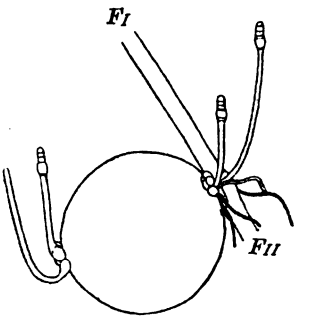


Fig. 9. Chara aspera. Austreibendes Knöllchen, F_I—F_{II} der das Knöllchen tragende Wurzelfaden der Mutterpflanze. 18/1

In den Tropfen wird ein Wurzelknöllchen gebracht, das mit einem weichen Pinsel vorher vom anhaftenden Schlamm befreit wurde. Nachdem das Deckglas aufgelegt ist, wird von dem gleichen Wasser so viel hinzugethan bis der Raum unter dem Deckglas gänzlich erfüllt ist. Darauf wird der Deckglasrand mit einem dicken, mindestens 6 mm breiten Streifen von Vaseline umschmiert. Es ist darauf zu achten, dass vor dem Auftragen der Vaseline der Objectträger um den Deckglasrand gänzlich wasserfrei ist, weil sonst das Klebmittel nicht fest genug haftet. Das Knöllchen muss seinen Platz etwa in der Mitte des Deckglases einnehmen. Das Deckglas legt sich bei dieser Herstellungsweise von Präparaten immer etwas schief, so dass

Digitized by Google

der wassererfüllte Raum keilförmig ist. Wir richten uns so ein, dass die Kante des Deckglases, welche den Objectträger berührt, nach der einen Schmalseite des letzteren hin gerichtet ist. Es ist das von Bedeutung, weil wir, wenn wir den Wurzeln und Sprossen der jungen sich entwickelnden Pflanzen normale Entwickelungsbedingungen geben wollen, unsere Präparate senkrecht stellen müssen. Die Neigung des Deckglases gegen den Objectträger soll dabei verhindern, dass das eingelegte Knöllchen an den Deckglasrand sinkt. Wir müssen also die Aufstellung des Präparates so wählen, dass der dem Objectträger genäherte Deckglasrand nach unten gerichtet ist. Um mehrere derartige Präparate bequem aufstellen zu können, benütze ich Holzklötze, welche 12 cm lang, 5 cm breit und $2^1/_2$ cm hoch sind und welche oben vermittelst einer Säge mit fünf ca. 8 mm tiefen Quereinschnitten in gleichen Abständen versehen sind. In diese Einschnitte, deren Breite der Glasdicke der Objecttäger entspricht, werden die Präparate mit ihrem untern Rande hineingeschoben und das Ganze gegen Staub mit einer Glasglocke überdeckt.

Es kommt nicht selten vor, dass an den Präparaten das Wasser sich noch nachträglich durch die Vaseline einen Ausweg sucht, so dass das eingelegte Knöllchen nach einiger Zeit trocken liegt. Um das zu verhindern, habe ich verschiedene Mittel versucht, von denen mir am meisten empfehlenswerth scheint, den unteren Deckglasrand und die anstossenden Theile der Seitenränder mit geschmolzenem Paraffin von 40—50° Schmelzpunkt zu verstreichen. Man könnte fragen, wesshalb nicht statt der Vaseline überhaupt ein consistenteres Einschlussmittel gewählt wurde. Es hat sich indess gezeigt, dass alle sonst zur Verfügung stehenden Mittel, festes Paraffin, Wachs allein und mit Colophonium gemischt, Lackarten, Canadabalsam einen luftdichten Abschluss geben, so dass die eingeschlossenen Pflanzen nach kurzer Zeit ersticken. Die Vaseline dagegen gestattet, obwohl sie die Wasserverdunstung fast ganz herabsetzt, einen für die Lebenderhaltung der eingeschlossenen Pflanzen ausreichenden Gaswechsel. Ich konnte z. B. an einem Charawirtel, welcher am 9. November 1894 in ein Deckglaspräparat zu Versuchszwecken mittelst Vaseline eingeschlossen worden war und unberührt gelegen hatte, am 13. November 1895, also nach Jahresfrist, den Institutsgenossen noch kräftige Protoplasmaströmung demonstriren, die besonders deutlich wahrnehmbar war, da die neugebildeten Stengelinternodien unberindet geblieben waren. Die Methode der Verwendung von Vaseline zur Abschliessung lebender Präparate habe ich vor Jahren in Pringsheim's Laboratorium

Digitized by Google

kennen gelernt; ich hatte dieselbe nur meinen speciellen Zwecken anzupassen.

Wurzelknöllchen, welche ich aus meinem Vorrath gegen Ende des Januar in der angegebenen Weise ausgelegt hatte, trieben schon nach wenigen Tagen, es traten neben einander Wurzel und Sprossanlagen hervor, welche durch ihre entgegengesetzte Wachsthumsrichtung von Anfang an unterscheidbar sind. Eine der so gebildeten Sprossanlagen wurde nun in continuirliche Beobachtung genommen. Ich verfuhr dabei in der folgenden Weise. Ein Seibert'sches Mikroskop Stativ Nr. 4 wurde im Gelenk rechtwinkelig umgelegt, so dass die Fläche des Objecttisches genau senkrecht stand. Auf dem Objecttisch wurde das Präparat in aufrechter Stellung mittelst Klemmen so befestigt, dass die Spitze einer neu gebildeten Sprossanlage, welche noch keinerlei Theilungen erfahren hatte, sich in der Mitte des Gesichtsfeldes befand. Um die Beobachtung zu erleichtern, wurde statt des Oculars in die Tubusröhre das Knie eines Oberhäuser'schen Zeichenapparates von Seibert, aus welchem das die Linsen tragende Trichterstück mit dem kleinen Ocularprisma herausgezogen war, eingesetzt und so befestigt, dass das freie Rohr nach oben gerichtet war. In dieses Rohr passen ziemlich genau die Oculare der Zeiss'schen, Leitz'schen, Reichert'schen Mikroskope. Die Einbusse an Deutlichkeit des mikroskopischen Bildes, welche durch die Benutzung der nicht adaptirten Linsen verschiedener Systeme entsteht, ist bei den schwachen Vergrösserungen, die man der Dicke des Präparates wegen verwenden muss, nicht wesentlich. Ich benützte in dem speciellen Fall, dessen Ergebniss ich unten beschreiben will, das System Seibert Nr. III und das Ocular Leitz Nr. I; um direct zeichnen zu können, ersetzte ich das letztere durch das neue Zeichenocular von Leitz.

Zur Beleuchtung des Objectes verwandte ich ursprünglich einen Abbe'schen Beleuchtungsapparat mit Irisblende oder den Hohlspiegel einer gewöhnlichen Beleuchtungseinrichtung. Es schien aber durch die zu intensive Beleuchtung die Entwickelung des Sprosses ungünstig beeinflusst zu werden, wesshalb ich bei späteren Versuchen das Mikroskop ohne Blenden und Beleuchtungsspiegel einfach gegen ein Ostfenster meines Arbeitszimmers mit ziemlich freiem Horizont richtete. Während der dunkeln Tageszeit wurde mit Hilfe des eingesetzten Abbe'schen Apparates nur so lange, als für die Beobachtung und Zeichnung durchaus nöthig war, von einer Lampe her beleuchtet.

Bei der geschilderten Anordnung des Apparates ist es möglich, die Entwickelung der Sprossspitze in jedem Moment zu beobachten

Digitized by Google

und zu zeichnen. Ich darf indess nicht vergessen zu erwähnen, dass das Bild, welches man im Gesichtsfelde erblickt und welches man mit Hülfe eines Zeichenapparates entwirft, ein Spiegelbild des Objectes ist, in welchem rechts und links gegeneinander vertauscht erscheinen. Für unsere Zwecke hat diese Umkehrung keine Bedeutung, da das Spiegelbild der ersten Entwickelungsstadien bei der symmetrischen Ausbildung der Sprossanlage ziemlich genau dem directen Bilde des um 180° um seine Achse gedrehten Objectes entspricht.

Ich will nun den zeitlichen Verlauf der Entwickelung einer Sprossanlage an einem Wurzelknöllchen von Chara aspera nach einem speciellen Falle schildern und durch die in der angegebenen Weise nach der Natur gezeichneten Fig. 1—10 auf Tafel I erläutern. Der zur Beobachtung gewählte Spross wuchs vielleicht infolge ungünstiger Beleuchtung mehrere Tage als cylindrischer Faden, der, abgesehen von seiner Wachsthumsrichtung, in nichts von einem Wurzelfaden verschieden war. Unmittelbar hinter dem fortwachsenden Scheitel befanden sich in dem dichten Protoplasma zahlreiche Glanzkörperchen, welche die bekannte Beweglichkeit zeigten. Der Zellkern war etwas in der Längsrichtung des Fadens gestreckt, eiförmig und lag ziemlich weit hinter der Spitze in der Nähe der Vacuole des Fadens, um welche das Protoplasma lebhaft strömte. Der Längenzuwachs des Fadens betrug in der Stunde annähernd 50 μ, so dass sich die Spitze ziemlich schnell aus der Mitte des Gesichtsfeldes verschob und mehrmals durch Verrücken des Präparates auf dem Objecttische in die zum Beobachten günstige Lage zurückgebracht werden musste. Am Nachmittage des 6. Februar verzögerte sich der Längenzuwachs des Fadens merklich und hörte endlich ganz auf. Der obere plasmaerfüllte Abschnitt des Fadens hatte sich etwa um ein Drittel seiner bisherigen Breite erweitert. Der Zellkern rückte allmählich nach oben bis etwa in die Mitte zwischen Vacuole und Fadenscheitel. Dort trat Karyokinese ein, welche etwa $^1/_2$10 Uhr abends soweit beendet war, dass die Tochterkerne deutlich umgrenzt erschienen. Zwischen ihnen trat die zarte Anlage einer Theilungsmembran quer zur Längsachse des Fadens hervor. Dieses Stadium ist in der Fig. 1 der Tafel dargestellt. Während der folgenden Nacht wölbte sich der unter der Theilungswand liegende Abschnitt der untern Fadenzelle schwach keulenförmig heraus. Beide Tochterkerne theilten sich aufs neue und am Morgen des 7. Febr. war, wie Fig. 2 zeigt, sowohl in dem Endabschnitt des Fadens als auch unterhalb der keulenförmig angeschwollenen Stelle eine neue Querwand in der Ausbildung begriffen. Mittags 12 Uhr

Digitized by Google

waren diese Wände völlig ausgebildet und die Zellkerne in allen Zellen deutlich. Schon nach 2 Stunden bereiteten sich neue Theilungen vor, welche dazu führten, dass in der angeschwollenen Zelle unten eine flachscheibenförmige Zelle abgeschnitten wurde und dass der Endabschnitt des ganzen Fadens sich weiter durch eine Querwand gliederte. Abends $7^1/_2$ Uhr waren beide Theilungen vollendet. Die Fig. 4, 5, 6 stellen die aufeinander folgenden Stadien dar. Die von der angeschwollenen Zelle unten abgeschnittene Scheibe ist die Anlage des Wurzelknotens. Die Anlage des Vorkeimquirls geschah in der Nacht vom 7. zum 8. Februar. Nachts 1 Uhr befand sich der Kern der angeschwollenen Zelle (vergl. Fig. 7) wieder im Theilungsstadium und die erste Andeutung einer Theilungswand im oberen Theil der angeschwollenen Zelle war eben sichtbar. Am nächsten Morgen war diese Wand fertig gebildet und ausserdem zeigte sich eine neue Theilungswand in dem Endabschnitt des Fadens (Fig. 8). Die Fig. 9 und 10 zeigen weitere Theilungsstadien, welche im Lauf des 8. Februar in den beiden von der angeschwollenen Zelle abgeschnittenen Scheibenzellen, also in der Anlage des Vorkeimquirls und des Wurzelknotens auftraten. Da die Theilungswände hier zum Theil parallel zur Fläche des Gesichtsfeldes auftreten, so war ihre Reihenfolge nicht mehr in der angegebenen Weise festzustellen. Die continuirliche Beobachtung wurde desshalb unterbrochen und das Präparat weiterer Entwickelung überlassen. Nach einigen Tagen, am 12. Februar, hatte der Spross das in der nebenstehenden Textfigur 10 dargestellte Entwickelungsstadium erreicht; sowohl die Anlage des Vorkeimquirls als des Wurzelknotens zeigen normale Entwickelung. Nach einigen Wochen waren aus der ersteren ein Quirl von mehrgliedrigen Blättern und ein berindeter Spross zweiter Ordnung hervorgewachsen. An dem Wurzelknoten hatte sich neben einigen Wurzeln ein nacktfüssiger Zweig gebildet. Fig. 11 stellt dieses Stadium in schwacher Vergrösserung dar, wobei der mittlere Theil des inzwischen sehr lang herangewachsenen Internodiums zwischen dem Vorkeimquirl und dem Wurzelknoten der Raumersparniss wegen fortgelassen worden ist. In der Folge entwickelte sich der nacktfüssige Zweig des Wurzelknotens, ohne das Wachsthum des normalen Sprosses wesentlich zu

Fig. 10.
Chara aspera.
Spitze eines jungen Zweigvorkeimes.
180/1.

Digitized by Google

beeinträchtigen, zu einem kräftigen Spross. Die Entwickelung der Sprosse aus den Wurzelknöllchen ging in allen beobachteten Fällen in ähnlicher Weise vor sich, nur traten bisweilen an dem Vorkeimquirl, wie das ja auch bei den Keimpflanzen und Zweigvorkeimen anderer Arten beobachtet werden kann, statt des einen Sprosses zweiter Ordnung deren zweie auf.

Während aus den basalen und apicalen Knotenzellen des Wurzelknöllchens die Wurzeln und Sprosse sich entwickeln, gehen in der mit Stärke erfüllten Internodialzelle desselben eigenthümliche Veränderungen vor sich, welche nach einiger Zeit schon dem blossen Auge wahrnehmbar sind. Die Knöllchen erscheinen dann nämlich nicht mehr in ihrer ganzen Ausdehnung weiss, sondern sie sind theilweise durchscheinend geworden. Es beruht das darauf, dass ein Theil der Stärkekörner gelöst worden ist, den Beginn der Lösung kann man schon im Anfang der Keimungserscheinungen constatiren. Man findet dann zwischen den unveränderten Stärkekörnern solche, die in ihrem mittleren Theil feine Höhlungen und Kanälchen erkennen lassen. Bei fortschreitender Lösung erweitern sich die Löcher und das Korn erscheint auch in seinen Randpartien angegriffen, bis endlich durch die mehr und mehr um sich greifende Corrosion das ganze Korn in kleine Partikelchen zerfällt, welche isolirt weiter gelöst werden. In Fig. 12 auf Tafel I sind einige Stärkekörner in verschiedenen Stadien der Lösung dargestellt. Man sieht, dass die Lösung in ganz ähnlicher Weise verläuft, wie sie für die Stärke im Endosperme der Gramineen bekannt ist. Die noch unveränderten und die noch nicht völlig gelösten Stärkemassen sammeln sich in der Kugelzelle des austreibenden Knöllchens, dem Gesetze der Schwere folgend, in der zur Erde gerichteten Hälfte an, so dass also der von der Erde abgewendete Theil

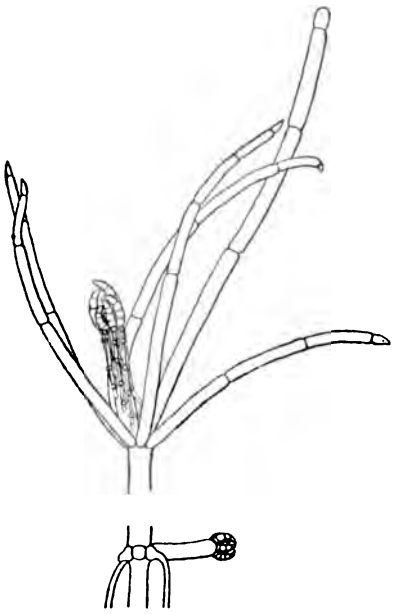


Fig. 11. Chara aspera. Vorkeimquirl und Wurzelknoten eines Zweigvorkeimes. 22/1.

Digitized by Google

jedes Kügelchens zuerst durchscheinend wird. Entsprechend der fortschreitenden Umwandlung und Fortführung der Stärke verlieren die Knöllchen während der Entwickelung der jungen Pflanzen mehr und mehr ihre weisse Farbe, bis sie endlich völlig durchsichtig und wasserhell erscheinen.

Ich will nicht unerwähnt lassen, dass ich in sehr vereinzelten Fällen die Knöllchen von Chara aspera durch einen Pilz angegriffen fand; das Innere der kugeligen Zelle war bisweilen völlig frei von Stärke und dicht erfüllt mit dem wattenartig verfilzten Mycel des dünnfädigen Pilzes. In den Fällen, in denen neben dem Pilzmycel noch ein Rest von Stärke in der Zelle sich vorfand, war jedes Stärkekorn dicht umsponnen von Pilzfäden. Spuren einer durch den Pilz bewirkten Lösung konnte ich indess nicht mit Sicherheit wahrnehmen. Am Ende einzelner Mycelfäden fanden sich kugelig angeschwollene, durch eine Querwand abgegrenzte, dickwandigere Zellen, die mit den Oogonien gewisser Saprolegniaceen einige Aehnlichkeit hatten. Es scheint mir nichts dagegen zu sprechen, dass der Pilz in diese Gruppe gehört. Eine genaue Bestimmung des Pilzes oder auch nur eine engere Umschreibung seiner systematischen Stellung konnte ich an dem wenigen, gelegentlich aufgefundenen Material nicht vornehmen; der Versuch, den Pilz im Culturgefäss auf den Knöllchen von Chara aspera zur Entwickelung zu bringen, misslang.

Auch durch niedere Thiere werden die stärkereichen Knöllchen bisweilen zerstört. So fand ich unter dem mir durch die Güte des Herrn Professor Schütt in Greifswald zur Verfügung gestellten Material aus dem Greifswalder Boden ein völlig ausgewachsenes Knöllchen von Chara aspera, das durch seine gelbliche Färbung und durch seine Weichheit von den übrigen abstach und dadurch meine Aufmerksamkeit erregte. Ich glaubte zuerst, neues Untersuchungsmaterial für den oben erwähnten Pilz entdeckt zu haben, fand aber bei näherer Prüfung in dem Knöllchen statt des Pilzmycels und statt der Stärke einen schlammigen Detritus vor, in welchem zahlreiche Anguillula-artige Lebewesen lagen. Stärke war in dem Inhalt des Knöllchens auch durch Jodzusatz nicht mehr nachzuweisen.

Genau dieselbe Ausbildung und Zellanordnung wie die Knöllchen von Chara aspera besitzen die gleichen Organe an den Wurzelfäden von Lamprothamnus alopecuroides A. Br. (Chara Wallrothii Rupr.). Für die Beobachtung des Keimvorganges fehlte mir das Material. Wahlstedt[1]) sagt über die Keimung: „De knoppar som sålunde

1) L. J. Wahlstedt, Om Characeernas knoppar och öfvervintring, Lund 1864, pag. 40.

Digitized by Google

ıkomma, äro hos Ch. Wallrothii än vanliga adventivknoppar, än oppgrenar" („Die Knospen, welche auf diese Weise hervorkommen, sind bei Chara Wallrothii entweder gewöhnliche Adventivknospen oder Zweigvorkeime"). Aus der Analogie könnte man schliessen, dass bei dem Lamprothamnus ebenso wie bei Chara aspera stets nur Zweigvorkeime aus dem Knöllchen erwachsen, und dass die von Wahlstedt beobachteten Adventivknospen die zur Entwickelung gelangten nacktfüssigen Zweige der primären Wurzelknoten sind; indess bedarf dieser Punkt noch der directen Prüfung.

Es kommen ferner auch noch bei dem australischen Lychnothamnus macropogon A. Br. ähnliche Brutknöllchen wie bei Chara aspera vor. Die Bulbillen sind hier besonders bei der var. tasmanica A. Br. sehr zahlreich und in grösserer Zahl an demselben Knoten vereinigt. Man findet bisweilen 12 und mehr Kügelchen in einer Gruppe. In einer solchen Gruppe sind aber neben mehreren von normaler Grösse stets einige sehr kleine Bulbillen vorhanden. Die grössten Knöllchen sind 0,75 bis 1,15 mm dick. Ueber die Anordnung der Bulbillen bei Lychnothamnus macropogon finde ich bei Braun[1]) die Bemerkung: „Bulbillen, denen der Chara aspera ähnlich, aber zahlreicher beisammen, oft 3—5 in einem Kreis, oft noch zahlreicher und dann über und unter dem Kreis".

Diese Angabe liess mich ursprünglich vermuthen, dass die Bulbillen hier in Quirlen um die Achse angeordnet seien, und dass die Knöllchen nicht Abkömmlinge eines schiefgetheilten Wurzelgelenkes seien, sondern an radiär gebauten unterirdischen Sprossknoten ständen; ich glaubte also gewissermassen ein Mittelding zwischen den Wurzelknöllchen der Chara aspera und anderer und den sternförmigen Knöllchen der Chara stelligera erwarten zu dürfen. Die Untersuchung, zu welcher mir das Herbarmaterial des Berliner botanischen Museums in dankenswerther Weise zur Verfügung gestellt war, ergab indess, dass auch die Knöllchen von Lychnothamnus macropogon an Wurzelknoten entspringen. Sie unterscheiden sich von den Knöllchengruppen der Chara aspera einzig darin, dass hier mehrere von den peripherischen Knotenzellen an der Basis der primären Knöllchen gleichfalls zu kugeligen oder birnförmigen Reservestoffbehältern werden, ein Vorkommniss, das in den Knöllchengruppen von Chara aspera, wie wir sahen, nur vereinzelt auftritt. Ueber den Bau und die Beschaffenheit der einzelnen Knöllchen bei Lychnothamnus macropogon

1) Braun-Nordstedt, Fragmente einer Monographie der Characeen. Abh. d. kgl. Akad. d. Wiss., Berlin 1882, pag. 103.

Digitized by Google

kann ich nichts hinzufügen, was nicht schon bei den Knöllchen von Chara aspera gesagt worden wäre. Die Organe stimmen vollkommen überein, selbst bis auf die Form und Durchschnittsgrösse der Stärkekörner.

III.

Chara baltica soll nach Migula, welcher sich dabei wohl auf eine Angabe Durieu's [1]) stützt, zweierlei, nämlich vielzellige erdbeerartige und einzellige kugelförmige Bulbillen besitzen. Ich fand in der That an mehreren Exemplaren des Münchener Kryptogamenherbariums neben den charakteristischen mehrzelligen Knöllchen auch einzellige vor, die in Bezug auf Grösse und Gestalt, sowie auf die Zahl und Anhaftung der Knöllchen an den Wurzelgelenken denjenigen von Chara aspera völlig gleich waren. Auch durch genaueste mikroskopische Prüfung gelang es mir nicht, irgend welchen Unterschied gegenüber den Knöllchen von Chara aspera aufzudecken. Dieser Umstand erweckte den Verdacht, dass die untersuchten Knöllchen einer echten Chara aspera angehören möchten, welche vielleicht dem Rasen der Chara baltica beigemischt wuchs. In einem Falle konnte ich auch zwischen der Chara baltica vereinzelte Stämmchen einer sehr ähnlichen Form von Chara aspera auffinden. Wenn es an dem getrockneten Material auch nicht gelang, den Zusammenhang der die kugeligen Knöllchen tragenden Wurzelfäden mit den Stämmchen zweifellos nachzuweisen, so glaubte ich doch das Vorkommen von einzelligen Bulbillen bei Chara baltica in Zweifel ziehen zu müssen, um so mehr, als alle Angaben über das Vorkommen von beiderlei Bulbillen bei dieser Art, soweit mir bekannt, sich nur auf solche Standorte beziehen, an denen auch Chara aspera vorkommt. Um die Frage nach Möglichkeit der Entscheidung näher zu bringen, machte ich mich an die Untersuchung lebenden Materials, das mir durch Herrn Professor Schütt in Greifswald auf meine Bitte in liebenswürdigster Weise zur Verfügung gestellt wurde. Schon die nach dem Einsammeln an Ort und Stelle vorgenommene Etiquettirung der mir übersandten Gläser machte mich darauf aufmerksam, dass überall neben der Chara baltica die Chara aspera mitgesammelt wurde. Die Prüfung der Knöllchen ergab, dass die kugelförmigen Knöllchen mit einer einzigen Reservestoffzelle ausnahmslos mit Sprossen von Chara aspera in Verbindung standen. Während von den unterirdischen Theilen der Chara baltica in allen Fällen nur mehrzellige Bulbillen von

1) Bull. de la soc. bot. de France 1860 pag. 630 Anm.

Digitized by Google

eigenthümlichem Bau gefunden wurden. Da diese Gebilde von den Knöllchen der Chara aspera wesentlich verschieden sind, und da auch bei den kleinsten von ihnen stets von Anfang an mehrere stärkehaltige Zellen angelegt werden, so habe ich die Ueberzeugung gewonnen, dass Chara baltica nur einerlei und zwar stets mehrzellige Bulbillen besitzt, und dass alle Angaben, welche dieser Art neben den mehrzelligen Bulbillen auch noch einzellige kugelige Wurzelknöllchen zuschreiben, auf Irrthum beruhen, welcher dadurch veranlasst wurde, dass zwischen den Rasen von Chara baltica zugleich Chara aspera wuchs.

Wir sind damit bei Chara baltica zu dem nämlichen Resultat gekommen, welches bei Chara fragifera schon früher von Alexander Braun constatirt worden ist. Der Entdecker dieser Art, Durieu de Maisonneuve, hatte ursprünglich nur die erdbeerartigen, aus vielen stärkehaltigen Zellen bestehenden Bulbillen gefunden, welche er in der Diagnose der neuen Art [1]) als bulbilli sphaeroidei, nonnumquam sublobati, albidi, 1—3 millim. crassi, cellulis vesiculosis undique mamillati, quasi fragiformes bezeichnete. In seiner zweiten Veröffentlichung über die Chara fragifera [2]) theilt Durieu mit, dass er neben den erdbeerartigen Bulbillen bei dieser Art auch einzellige gefunden habe, welche denjenigen von Chara aspera gleichen. Belegexemplare für diese Thatsache wurden von ihm in dem von Braun, Rabenhorst und Stizenberger herausgegebenen Characeenherbarium unter Nr. 73a ausgetheilt. Alexander Braun [3]) erkannte indessen bald, dass diese einzelligen Bulbillen, die Durieu als „bulbilles exceptionels“ oder als „bulbilles de second ordre“ bezeichnet hatte, gar nicht der Chara fragifera, sondern einer feinblätterigen Form von Chara aspera angehören, welche sich gelegentlich als Gast in den Dickichten der ersteren Art einfindet. Migula schreibt trotzdem bei der Besprechung der Angabe Durieu's: „Es ist wohl möglich, dass sich auch bei dieser Art eine Bildung echter Wurzelknöllchen ausser den oben erwähnten, den unterirdischen Stengelknoten angehörende Bulbillen finden“, wobei er unter echten Wurzelknöllchen der einzelligen kugeligen Bulbillen, unter Bulbillen der Stengelknoten die mehrzelligen, erdbeerartigen versteht. Gegenüber der Angabe Alexander Braun's, bei welcher ich eine Nachprüfung für überflüssig hielt und gegenüber der Thatsache, dass

1) Bull. de la soc. bot. de France 1859 pag. 186.

2) ebenda pag. 627.

3) Monatsbericht der Akad. d. Wiss. zu Berlin 1867 pag. 936.

Digitized by Google

auch die mehrzelligen Bulbillen von Chara fragifera selbst bei minimaler Ausbildung stets schon aus mehreren stärkehaltigen Zellen bestehen, halte ich die von Migula ausgesprochene Vermuthung für verfehlt. Chara fragifera besitzt ebenso wie Chara baltica nur einerlei und zwar mehrzellige Bulbillen.

Es tritt nun zunächst die Frage auf, ob die mehrzelligen Bulbillen dieser beiden Arten an Sprossknoten entstehen oder ob sie, wie die oben besprochenen einzelligen Knöllchen, seitliche Auswüchse von Wurzelfäden sind. Die Erörterung dieser Frage hat schon verschiedene Autoren beschäftigt. Durieu de Maisonneuve hielt die erdbeerartigen Bulbillen der Chara fragifera in Analogie mit den sternförmigen Bulbillen von Chara stelligera für stengelständig; er nahm an, dass sie aus einer Zellanhäufung bestehen, welche sich an einem Sprossknoten rings um die Sprossachse entwickelt. Clavand fasst in seiner oben citirten Arbeit[1]) seine Ansicht dahin zusammen, dass die erdbeerartigen Bulbillen von Chara fragifera fast ausnahmslos wurzelständig sind. Dieser letzteren Ansicht schloss sich auch Al. Braun in seiner Arbeit über die Characeen Afrikas[2]) an. Migula[3]) dagegen vertritt, wie schon kurz erwähnt, auf Grund seiner Untersuchung die Ansicht, dass die mehrzelligen Bulbillen ohne Ausnahme den unterirdischen Stengelknoten angehören. Er schreibt: „Ob diese Bulbillen den Stengeln oder Wurzeln angehören, wird aber gewiss durch ihre Ein- oder Mehrzelligkeit entschieden. Bei Chara baltica finden sich an den unterirdischen Stengelknoten mehrzellige, den Sternchen bei Tolypellopsis vergleichbare, aber unregelmässige Bulbillen, an den Wurzeln einzellige, den bei Chara aspera vorkommenden ähnliche. Die Angabe, dass die mehrzelligen Bulbillen bei Chara fragifera den Stengelknoten und Wurzeln angehören, habe ich nicht bestätigt gefunden, bei den zahlreichen mir zu Gesicht gekommenen Exemplaren waren sie stets auf die Stengelknoten beschränkt".

In diesem Widerstreit der Meinungen kann uns nur eine sorgfältige Prüfung des Objectes selbst zu einer klaren Vorstellung führen. Ich beginne die Darstellung meiner Untersuchungsresultate mit der Chara baltica, von welcher mir hauptsächlich durch die Güte des Herrn Professor Schütt ein sehr reichliches Untersuchungsmaterial zur Verfügung stand.

---

1) Bull. de la soc. bot. de France 1863 p. 140.
2) Monatsber. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1867 p. 936.
3) Characeen p. 11.

Digitized by Google

Wenn man Sprossstücke von Chara baltica, welche mit ihrem unteren Ende im Boden verborgen wuchsen, sorgfältig frei präparirt, so sieht man, wie Fig. 12 zeigt, dass die Internodien an den unterirdischen Theilen nicht, oder nur mangelhaft berindet sind. Auch die Knoten weisen gegenüber den oberirdischen Knoten mancherlei Abweichungen von der normalen Ausbildung auf. Die Blätter sind, wenn überhaupt vorhanden, sehr rudimentär, sie bestehen bisweilen nur aus einer einzigen, über dem Basilarknoten sich erhebenden cylindrischen Zelle (vergl. Fig. 13). Häufig sind zahlreiche Zellen des Knotens zu Wurzelhaaren ausgewachsen. Im Innern der meisten Zellen, welche den Knoten zusam-

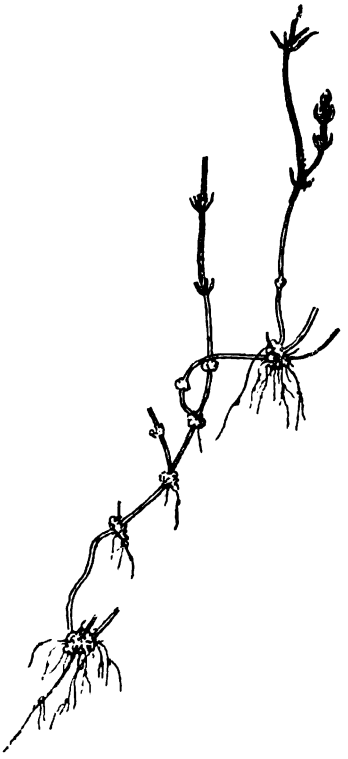


Fig. 12. Chara baltica. Unterirdischer Sprossabschnitt, dessen Knoten zu Bulbillen umgewandelt sind.

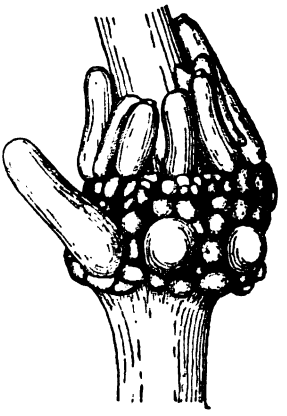


Fig. 13. Chara baltica. Unterirdischer Sprossknoten mit rudimentärer Blatt- und Rindenbildung. 30/1.

menhalten, gewahrt man bei mikroskopischer Betrachtung Stärkekörner in Menge, auf deren Vorhandensein die weissliche Färbung der unterirdischen Sprossknoten zurückzuführen ist.

Diese unterirdischen Knoten unterscheiden sich zum Theil nicht wesentlich von den gleichen Organen, die an den unterirdischen Sprosstheilen der meisten übrigen Characeen zu finden sind. Ihnen kommen ausser der rudimentären Entwickelung des Blattquirls, die auf den directen Einfluss der äusseren Umstände zurückzuführen sein

Digitized by Google

dürfte, keinerlei Eigenschaften zu, die nicht auch an dem normalen orberirdischen Sprossknoten in gleicher Weise vorhanden wären. Auch in den Zellen der letzteren findet sich Reservestärke vor, auch bei ihnen ist das Vermögen vorhanden, Haarwurzeln und Seitensprosse verschiedener Art zu bilden. Die verhältnissmässig grosse Zahl von Haarwurzeln, welche aus den unterirdischen Knoten entspringen, erklärt sich leicht durch den von dem umhüllenden Erdboden bewirkten Lichtabschluss, welcher ja, wie Richter[1]) für Chara fragilis nachgewiesen hat, die Rhizoidbildung günstig beeinflusst.

In einzelnen Fällen schlagen indess die unterirdischen Stengelknoten eine eigene Entwickelungsrichtung ein und bilden sich zu eigenartigen Organen aus, denen wir gegenüber den normalen Sprossknoten wegen ihres Baues und ihrer Function die Bezeichnung von Brutknöllchen nicht wohl versagen können. Im einfachsten Falle besteht die morphologische Besonderheit dieser Sprossknöllchen darin, dass an Stelle eines oder einiger Blätter kurze, zapfenförmige Vorsprünge entstehen, welche aus vielen mit Stärke erfüllten Zellen zusammengesetzt sind. In die Zellenordnung dieser zapfenartigen Vorsprünge ist schwer Einblick zu gewinnen. Nach dem Studium zahlreicher Objecte glaube ich annehmen zu können, dass in derartigen Vorsprüngen immer eine centrale Reihe von grösseren Zellen vorhanden ist, welche von einer ungleich dicken Lage von kleineren und kleinsten Zellen umgeben ist. Die centrale Zellreihe schliesst sich nach innen, wie auf dem in Fig. 14 gezeichneten Medianschnitt eines Zapfens deutlich erkennbar hervortritt, direct an eine der beiden flachen centralen Knotenzellen *Kn* des Sprosses an. Sie ist also offenbar aus einer der ursprünglichen peripherischen Knotenzellen, welche A. Braun als Urzellen der Blätter bezeichnet, hervorgegangen und entspricht demnach der centralen Zellreihe, d. h. den Internodial- und den centralen Knotenzellen der normalen Blätter. Aus der Form der Zellen in der centralen Reihe der zapfenartigen Auswüchse lässt sich ein Anhalt zur Unterscheidung zwischen Internodialzellen und Knotenzellen nicht

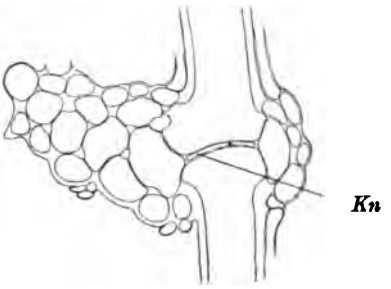


Fig. 14. Chara baltica. Medianschnitt eines Sprossknöllchens, *Kn* Knotenzelle der Sprossachse. 19/1.

1) Johannes Richter, Ueber Reactionen der Characeen auf äussere Einflüsse. Flora 1894 p. 399.

Digitized by Google

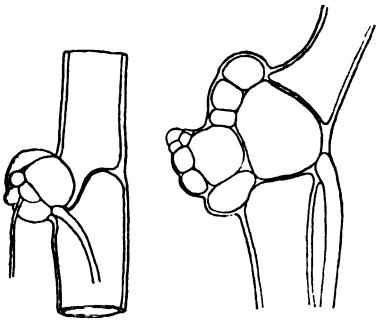
wahrnehmen, und auch bei Berücksichtigung des Zellinhaltes lassen sich keine Unterschiede zwischen den aufeinander folgenden Zellen auffinden. Sie sind alle mit Stärke erfüllt und enthalten alle durch Fragmentation des ursprünglichen Zellkerns zahlreiche Kerne. Ob auch hinsichtlich der Entwickelung völlige Uebereinstimmung herrscht, ist mir fraglich geblieben. Bisweilen glaubte ich wohl, aus der Anordnung und Wandbeschaffenheit der Zellen schliessen zu können, dass nur einzelne der Zellen in der centralen Reihe weitere Theilungen erfahren und den Ausgang für die Entstehung seitlicher Zellen bilden. Die Zellen, welche die centrale Zellreihe umgeben, würden dann den Blättchen und den Berindungszellen der normalen Blätter entsprechen. Ich muss das dahingestellt sein lassen und mich damit begnügen, gezeigt zu haben, dass überhaupt die zapfenförmigen Vorsprünge der Sprossknöllchen von Chara baltica metamorphosirte Blätter sind. Bisweilen gewinnen die Sprossknollen dadurch wesentlich an Umfang, dass alle Blatturzellen zu Knöllchenlappen werden und dass die äusseren Zellen der den Blättern entsprechenden Zäpfchen sich fortgesetzt theilen und zu Reservestoffbehältern anschwellen. Auf diese Weise kommen oft erbsengrosse und selbst bis zu 1 cm im Durchmesser haltende unregelmässig gelappte Zellkomplexe zu Stande, die eine grosse Menge von Stärke enthalten und bei der Keimung aus den zahlreichen Vegetationspunkten, welche über ihren Umfang vertheilt sind, einem ganzen Bündel von Sprossen der verschiedenen Arten, normalen Achselsprossen, nacktfüssigen Zweigen und Zweigvorkeimen, den Ursprung geben. Häufig bilden sich Doppelknöllchen, indem sich der normale Achselspross des zum Knöllchen anschwellenden Sprossknotens frühzeitig entwickelt und aus seinem ersten, nur durch ein kurzes berindetes Internodium von der Mutterknolle getrennten Knoten gleichfalls ein stärkehaltiges Knöllchen bildet, das in seiner Grösse nur wenig hinter dem Mutterknöllchen zurücksteht. Nachdem beim Austreiben aus beiden Knöllchen Wurzelfäden und Sprossanlagen in grosser Menge hervorgegangen sind, erscheinen die beiden Knöllchen bei oberflächlicher Beobachtung als ein gemeinsames Ganzes.

Ganz ähnliche Reservestoffknöllchen wie an den unterirdischen Sprossknoten treten nun bei Chara baltica auch an den Knoten der Wurzelfäden auf. In Fig. 15 ist ein solches Knöllchen dargestellt, bei dem die einseitige Entwickelung der Knotenzellen und das Vorhandensein einer schiefen Theilungswand in der Abstammungsachse keinen Zweifel darüber lassen, dass hier wirklich ein metamorphosirter Wurzelknoten verliegt. Die Zellenmasse des Knöllchens ist auch hier

Digitized by Google

in einzelne Lappen oder Zapfen zertheilt, in denen günstige Schnitte den centralen Strang grösserer Zellen erkennen lassen. Die in Fig. 15 dargestellte Wurzelknolle ist eine der grössten, die ich überhaupt beobachtet habe. Sehr häufig bleiben die Wurzelknollen kleiner und lassen dann eine lappige Zertheilung des Zellcomplexes nur undeutlich oder gar nicht erkennen. So zeigt Fig. 16*A* einen Fall, in dem kaum mehr als 10 mit Stärke dicht erfüllte Zellen an der Zusammensetzung des Wurzelknöllchens theilnehmen. Das in Fig. 16*B* im optischen Durchschnitt gezeichnete Knöllchen, welches von demselben Wurzelfaden stammt, wie dasjenige der Fig. 16*A*, besteht gleichfalls nur aus wenigen Zellen. Die Anlegung des Wurzelknotens ist hier in abnormer Weise erfolgt. Die schiefe Wand, welche im normalen Falle sehr stark geneigt und infolge dessen S-förmig ist, verläuft hier fast genau quer durch die cylindrische Fadenzelle. Die zweite Wand, welche sonst nur ein linsenförmiges Stück an der einen Seite der rückwärts liegenden Fadenzelle herausschneidet oder höchstens, indem sie zugleich an die S-förmige Wand ansetzt, die Spitze der Zelle als primäre Knotenzelle abtrennt, verläuft hier gleichfalls mit schwacher Neigung quer durch die ganze Fadenzelle und schneidet also ähnlich wie das bei der Entstehung der Sprossknoten der Fall ist, ein kurzes cylindrisches Stück zwischen den beiden Internodien als Knotenzelle heraus, deren weitere Zertheilung dann wie gewöhnlich mit dem Auftreten einer Halbirungswand eingeleitet wird. Auf diese Weise kommt es, dass hier die Zellen, welche aus der weiteren Zertheilung des Knotens hervorgehen, nicht

Fig. 15. Chara baltica. Wurzelknöllchen, F_I—F_{II} der das Knöllchen tragende Wurzelfaden. 11/1.



A *B*

Fig. 16. Chara baltica. Wenigzellige Wurzelknöllchen. Bei *B* ist der Wurzelfaden abnorm getheilt. 30/1.

Digitized by Google

einseitig an dem Wurzelfaden entspringen, sondern rings um den Faden, wenn auch ungleichmässig, vertheilt sind. Die beschriebene Abnormität kommt gelegentlich auch bei anderen Arten vor, bei Chara baltica ist sie nicht selten. Wenn aus einem derartigen Wurzelknoten ein grösseres Knöllchen mit vielen stärkehaltigen Zellen hervorgeht, so gewinnt das Gebilde, wie Fig. 17 zeigt, einige Aehnlichkeit mit einem Sprossknoten. Das Vorhandensein anderer normaler Wurzelknoten an derselben Achse und ferner die schiefe Stellung der Theilungswände und die relativ grosse Höhe der primären Knotenzellen, endlich auch die ungleichseitige Ausbildung des Zellcomplexes können in solchem Falle als Unterscheidungsmerkmale zwischen diesen abnormen Wurzelknöllchen und den Sprossknöllchen dienen.

Fig. 17. Chara baltica. Grösseres Wurzelknöllchen am abnorm getheilten Knoten. 11/1.

Beim Austreiben sah ich aus den Wurzelknöllchen ausser den Wurzelfäden stets nur Zweigvorkeime hervorgehen. Es ist mir wahrscheinlich, dass darin ein principieller Unterschied zwischen Wurzelknöllchen und Sprossknöllchen besteht.

Die Wand der Knöllchenzellen ist bei Chara baltica aussen gewöhnlich sehr stark verdickt und zeigt deutliche Schichtung, nur die kleinen Zellen der Oberfläche, welche Vegetationspunkte darstellen, bleiben dünnwandiger. Im Innern zwischen den einzelnen Zellen bleiben die Wände zart bis auf starke, gleichfalls deutlich geschichtete Verdickungsleisten längs der Kanten, in denen drei oder vier Zellen zusammenstossen.

Die Stärkekörner sind meist rundlich, kreis- oder eiförmig, wenig abgeflacht und erreichen selten mehr als 60 μ im Durchmesser. Zusammengesetzte Körner sind in den Zellen der Wurzelknöllchen selten, in den Sprossknollen treten neben den einfachen Körnern bisweilen zahlreiche Zwillinge und selbst Gruppen von 4—6 Theilkörnern auf. An den kleinen Stärkekörnchen in den noch nicht sehr stärkereichen Zellen junger Knöllchen ist der Körper des Leucoplasten leicht nachweisbar. Die erwachsenen Stärkekörner zeigen eine deutliche Kernhöhlung und bisweilen schwache Andeutung einer concentrischen Schichtung. Häufiger ist eine radiale Struktur erkennbar, indem von der Kernhöhle aus viele zarte, im mikroskopischen Bild röthlich er-

Digitized by Google

scheinende Spalten bis fast zum Rande des Kernes ausstrahlen. Die Auflösung des Stärkekorns bei dem Austreiben der Knöllchen geht in der bekannten Weise durch Corrosion von aussen her vor sich, indem zuerst feine Kanälchen auftreten, welche sich im Innern erweitern und verzweigen.

Die mehrzelligen Knöllchen der Chara fragifera stimmen nicht in allen Punkten mit den beschriebenen Knöllchen der Chara baltica überein. Wir haben auch hier zunächst die Frage zu erledigen, ob die Knöllchen Gebilde des Sprosses oder der Wurzelfäden sind. Mein Untersuchungsmaterial stammte von dem klassischen Standort der Chara fragifera, aus dem Étang de la Canau bei Bordeaux; es war nicht gerade sehr reichlich, genügte aber, um die vorliegende Frage mit aller Sicherheit zu entscheiden.

Die Bulbillen von Chara fragifera sind, wie sich schon bei Lupenvergrösserung erkennen lässt, nicht radiär gebaut, sondern sie sind nierenförmig gestaltet, wie aus den Fig. 18 *A* und *B* ersichtlich ist. Sie besitzen also an der einen Seite eine tiefe Einfaltung, welche sich bei der Seitenansicht makroskopisch als ein dunkler Strich darstellt, so dass die von ihrer Mutterachse losgelösten Bulbillen mit blossem Auge betrachtet, mit kleinen Gerstengraupen einige Aehnlichkeit zeigen. In der seitlichen Rinne liegt nun der Anheftungspunkt verborgen, durch welchen die Körperchen mit der sie tragenden Achse in Verbindung stehen.

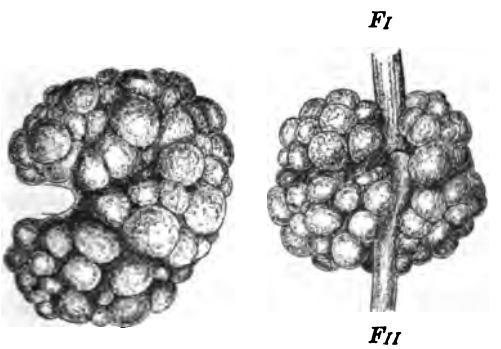
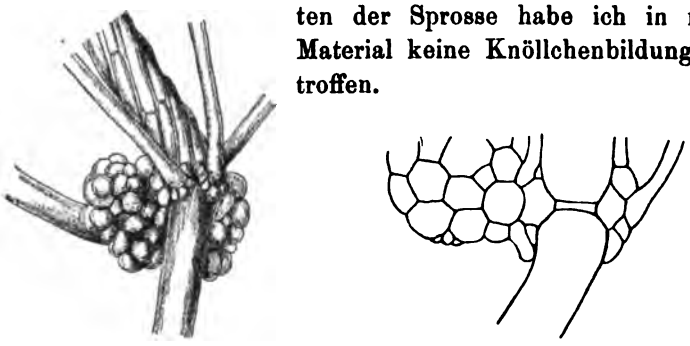


Fig. 18. Chara fragifera. Wurzelknöllchen. *A* von oben, *B* von der Seite, F_I—F_{II} der das Knöllchen tragende Wurzelfaden. 18/1.

In der Mehrzahl der Fälle bemerkt man neben dem Knöllchen keinerlei weitere seitliche Organe an der Achse. Bei einzelnen Bulbillen ist das aber doch der Fall, wie das in der Fig. 19 gezeichnete Beispiel beweist. In diesem Falle kann kein Zweifel darüber bestehen, dass der Knoten, welcher das Knöllchen trägt, ein Sprossknoten ist. Der Längsschnitt des Knotens Fig. 19 *B* zeigt in der Achse gerade Theilungswände und die für die Sprossknoten charakteristische Zellanordnung. Da das untere Internodium der Sprosse

Digitized by Google

keine Berindung besitzt, und da die Blattbildung des Knotens ausserordentlich rudimentär ist, so ist wohl anzunehmen, dass in dem vorliegenden Beispiel ein unterirdischer Knoten, vielleicht der erste Knoten eines nacktfüssigen Zweiges, der Träger des Knöllchens ist. An höher gelegenen Verzweigungsknoten der Sprosse habe ich in meinem Material keine Knöllchenbildung angetroffen.



A *B*

Fig. 19. Chara fragifera. Sprossknöllchen *A* von aussen 18/1, *B* im Längsschnitt 29/1.

Bei den meisten Knöllchen fehlen, wie erwähnt, an dem sie tragenden Knoten weitere seitliche Organe. Schon die darin ausgesprochene Dorsiventralität der Verzweigung lässt vermuthen, dass in diesen Fällen die tragende Achse eine Wurzel sei. Der Längsschnitt durch die Insertionsstelle des Knöllchens liefert den directen Beweis. Die Fig. 20 stellt den medianen Längsschnitt einer kleinen Bulbille dar. Die fadenförmige Achse zeigt an der Ansatzstelle des Knöllchens die für die Wurzelverzweigung charakteristische S-förmige Theilungswand. So finden wir also, entgegen der von Migula ausgesprochenen Meinung, die Ansicht Clavaud's[1]) bestätigt „que les bulbilles fragiformes du Chara fragifera dépendent presque tous des racines", — dass auch die mehrzelligen Bulbillen der Chara fragifera meistens an Wurzelfäden entspringen, dass aber vereinzelt auch derartige Bulbillen an Sprossknoten gebildet werden.

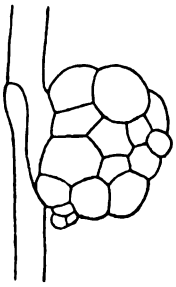


Fig. 20. Chara fragifera. Kleines Wurzelknöllchen im Längsschnitt 29/1.

Im Allgemeinen sind die Knöllchen bei Chara fragifera compact und nicht in dem Grade gelappt oder mit zapfenförmigen Vorsprüngen

1) a. a. O. p. 140.

Digitized by Google

versehen wie die Knöllchen von Chara baltica. An jüngeren Knöllchen lässt sich aber trotzdem aus der Vertheilung der Vegetationspunkte ersehen, dass auch hier die Entstehung der Knöllchenzellen mit den normalen Zelltheilungsvorgängen im Wurzelknoten beginnt. Die Lage der Vegetationspunkte an der Oberfläche der Knöllchenzellen lässt sich hier besonders an noch nicht völlig ausgewachsenen Knöllchen selbst an einem einzelnen Mikrotomschnitt leicht bestimmen, wenn man die Beschaffenheit des Zellinhaltes, nämlich die relative Grösse der Stärkekörner beachtet. Die Stärkekörner in den einzelnen Zellen sind nämlich annähernd von gleicher Grösse. Ihre Gestalt ist kugelig oder eiförmig, ihre Grösse steigt selten über 75 μ im Durchmesser. Zusammengesetzte Körner habe ich in den an Mikrotomschnitten durchmusterten Wurzelknöllchen nicht finden können. Von der concentrischen Schichtung ist in den Stärkekörnern wenig sichtbar, nur das Schichtencentrum tritt als oft rissig erweiterte Kernhöhle hervor. Während nun, wie erwähnt, die Stärkekörner einer Zelle annähernd gleiche Grösse besitzen, unterscheiden sich die Stärkekörner verschiedener Zellen oft sehr wesentlich und zwar sind dieselben um so kleiner, je näher die Zelle mit einem Vegetationspunkte in Verbindung steht, d. h. je jünger die Zelle ist. Man findet daher auf einem Mikrotomschnitt, der einen Vegetationspunkt des Knöllchens getroffen hat, stufenweise nebeneinander alle Grössen der Stärkekörner, von den grössten bis herab zu solchen, deren Durchmesser kaum 5 μ beträgt, und je kleiner die Stärkekörner in einer Zelle sind, desto gleichmässiger und desto regelmässiger kreisrund erscheinen dieselben. In gewissem Grade ist diese Erscheinung auch in den Knöllchen von Chara baltica zu beobachten, indessen bietet dort die Verzweigung ein besseres Mittel zur Erkennung der Anordnung und Entstehungsfolge der Zellen.

Ueber das Austreiben der Knöllchen von Chara fragifera habe ich selber keine Erfahrungen sammeln können, da mir kein lebendes Material zur Verfügung stand. In der Litteratur finden sich darüber nur vereinzelte Angaben. Durieu pflanzte am Anfang August Bulbillen, welche bis Mitte October zahlreiche, etwa centimeterhohe, mit Blattwirteln versehene Pflänzchen brachten. Er sagt über dieselben:[1] „Les tiges nouvelles m'ont paru s'échapper indifférement de tous les points de la périphérie, mais elles se fout jour seulement entre les mamelons et ne partent jamais de leur sommet.“ Diese Angabe ist darauf zurückzuführen, dass diejenigen Zellen der Knöllchenoberfläche,

1) Bull. de la soc. bot. de France 1859 t. VI, p. 182.

Digitized by Google

welche als grössere Höckerchen hervortreten, stets ausgewachsene Reservestoffzellen mit grossen Stärkekörnern sind, während die zu weiterer Entwickelung befähigten Zellen der Vegetationspunkte klein bleiben und also in den Vertiefungen der Oberfläche zwischen den ausgewachsenen Stärkezellen liegen. Ob die entstandenen Pflänzchen direct als radiär gebaute Zweige aus dem Knöllchen hervorwuchsen oder ob ihre erste Anlage ein Zweigvorkeim ist, das hat Durieu nicht erwähnt. Nach der Analogie und nach meinen bisherigen Erfahrungen möchte ich aber wohl annehmen, dass auch bei Chara fragifera die Wurzelknöllchen nur Zweigvorkeime produciren können, während aus den Sprossknöllchen neben den Zweigvorkeimen auch radiäre Zweige entstehen können.

Während, wie wir sahen, bei Chara fragifera die Wurzelknöllchen gegenüber den zu Brutknöllchen ausgebildeten Sprossknoten an Zahl und Wichtigkeit bedeutend überwiegen, lernen wir bei Chara delicatula var. bulbillifera einen Fall kennen, bei welchem das umgekehrte Verhältniss statt hat. Alle Knoten am untern Ende der Stämmchen füllen sich mit Stärke und werden zu Ueberwinterungsorganen. Sie sind weiss gefärbt und erreichen nicht selten einen Durchmesser von mehr als 4 mm. An den Knoten der Wurzelfäden treten wohl auch einige stärkehaltige Zellen auf; die dadurch gebildeten Knöllchen erscheinen aber dem blossen Auge punktklein. Entsprechend der geringen Menge von Stärke sind auch diese Wurzelknöllchen für die Ueberwinterung und für die Erneuerung der Pflanze, wie es scheint, von untergeordneter Bedeutung.

Zwischen den Sprossknöllchen der Chara delicatula und den normalen Sprossknoten sind alle Uebergänge in sanfter Abstufung oft an demselben Stämmchen zu finden. An typischen Knöllchen mit rudimentärer Blattbildung ist die Anordnung der Zellen meist sehr unregelmässig, indem durch das nachträgliche Wachsthum der sich mit Stärke füllenden Zellen die ursprüngliche Gesetzmässigkeit in der Zellanordnung verwischt wurde. Man kann aber an Querschnittserien leicht constatiren, dass die Zellanordnung durch dieselben Theilungsvorgänge zu Stande gekommen ist, wie in den normalen Knoten. Es sind zwei Restzellen der primären Knotenzelle vorhanden, um welche sich die Gruppen der peripherischen Knotenzellen in derselben Weise anordnen, wie die Basilarknoten des Achselsprosses und der Blätter in den normalen Sprossknoten.

Die Stärkekörner in den Zellen der Knöllchen sind vorwiegend stab- oder spindelförmig, oft 4—5 mal so lang als breit, meist einfach,

Digitized by Google

seltener zu zweien oder mehreren zusammengesetzt. Sie zeigen deutliche Schichtung. Die grösste gemessene Länge betrug 0,2 mm.

Ueber die Keimung der Brutknöllchen von Chara delicatula kann ich nur weniges hinzufügen. Da ich kein lebendes Untersuchungsmaterial zur Verfügung hatte, so muss ich mich auf die wenigen Angaben beschränken, die ich von vereinzelt im Herbarmaterial aufgefundenen ausgetriebenen Knöllchen entnehmen kann. Die kleinen wenigzelligen Knöllchen der Wurzelfäden fand ich stets unverändert. Ich zweifle nicht, dass aus den Zellen der Wurzelknoten unter günstigen Bedingungen auch Zweigvorkeime entstehen können, indess scheint es so, als ob für gewöhnlich die kräftigere Concurrenz anderer Vegetationspunkte die Bildung derselben zurückhält und bewirkt, dass die Stärke der Wurzelknoten später nach anderen Orten des Verbrauches fortgeführt wird. An den ausgetriebenen Sprossknöllchen sah ich ausser zahlreichen Wurzelfäden alle Arten von Seitensprossen, besonders häufig nacktfüssige Zweige. Nicht selten ist die Ausbildung von doppelten und mehrfach zusammengesetzten Knöllchen, welche, ähnlich wie bei Chara baltica, dadurch zu Stande kommt, dass die ersten Knoten der aus dem Knöllchen hervorgehenden Seitensprosse wieder zu Knöllchen werden.

IV.

Bei der Besprechung der Brutknöllchen von Chara stelligera sind wir genöthigt, zunächst eine allgemeinere Frage zur Lösung zu bringen und zwar die Frage, ob die Entwickelung der normalen Sprossknoten bei Chara stelligera bezüglich der ersten Zelltheilungen wesentlich anders verläuft als bei den übrigen Charen. Migula schreibt nämlich über diesen Punkt:

„Die Bildung des Stengelknotens und die Anlage der Blätter weicht von der der übrigen Charen etwas ab und ist wesentlich einfacher. Nachdem sich die primäre Knotenzelle differenzirt hat, scheinen sich aus dieser direct die peripherischen Zellen auszugliedern, ohne dass erst durch eine Quertheilung zwei secundäre Knotenzellen entstehen. Ich habe wenigstens auch an jungen Knoten niemals eine Querwand in der Knotenzelle wahrnehmen können, weder bei frischem, noch bei aufgeweichtem Herbarmaterial. An den jungen Sternchen habe ich dagegen einige Male Bildungen wahrgenommen, welche vielleicht eine derartige Querwand der Knotenzelle darstellten, wesshalb mir die obige Angabe noch nicht sicher erscheint."

Es fehlte Migula offenbar an geeignetem Material, um über diese Frage endgiltig zu entscheiden. Mir war durch die Güte des

Digitized by Google

Herrn Professor Jost in Strassburg lebendes Material in ausreichender Menge zur Verfügung gestellt, wofür ich auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank abstatte.

Die Cellulosewände der Chara stelligera sind verhältnissmässig schwach und hinfällig; es ist desshalb nicht leicht, gute Handschnitte, besonders durch jüngere Sprosstheile, zu bekommen, was ja bei andern Arten oft ohne grosse Mühe gelingt. Auch bei der Vorbereitung für das Mikrotom macht die Neigung der jungen Zellen zum Schrumpfen einige Schwierigkeiten. Gute Mikrotomschnitte geben ein sehr klares Bild und lassen ohne Weiteres die von Migula in Frage gestellte Zellanordnung in den Sprossknoten erkennen. Die Fig. 21 gibt einige

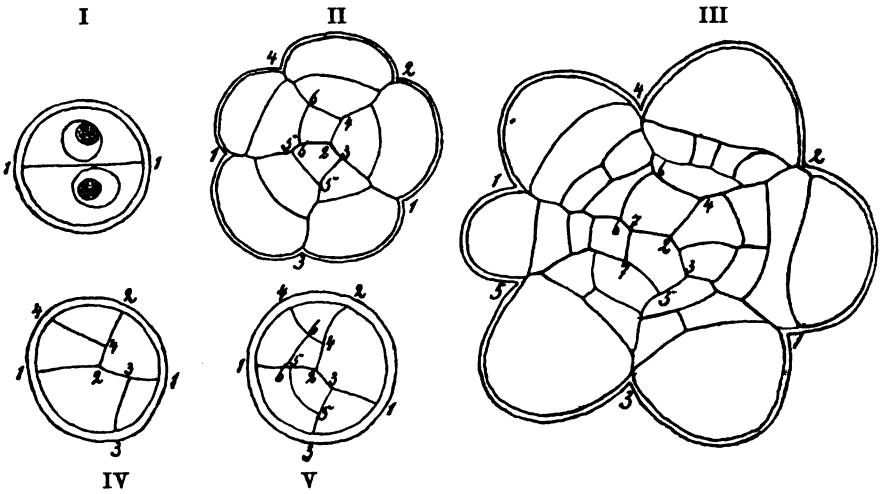


Fig. 21. Chara stelligera. Querschnitte junger Sprossknoten. I, II und III sind die Querschnitte der drei jüngsten Knoten des nämlichen Sprosses. IV und V sind Zwischenstadien zwischen I und II, welche an andern Sprossen beobachtet wurden. 240/1.

Querschnitte verschieden alter Sprossknoten wieder, aus denen die Reihenfolge der Zelltheilungen unschwer abgeleitet werden kann. Die Abbildungen I, II und III sind Querschnitte der drei jüngsten Knoten eines einzigen Sprosses, IV und V sind Zwischenstadien zwischen I und II, welche von andern Sprossspitzen genommen wurden. In der Abbildung I ist nur erst eine einzige Theilungswand in der Knotenzelle zu sehen, eben diejenige, welche die Zelle in zwei secundäre Knotenzellen zerlegt, in denen vorübergehend je ein ruhender Zellkern auftritt. Die Wand verläuft in ihrer ersten Anlage vollkommen gerade und theilt die Zelle in annähernd gleiche Hälften,

Digitized by Google

Das Vorhandensein ruhender Kerne in den Hälften beweist, dass die Halbirungswand wenigstens für kurze Zeit die einzige Wand in dem Knoten ist. Auch in den übrigen schon weiter entwickelten Knoten ist diese erste Wand leicht auffindbar, sie ist in den Figuren mit 1—1 bezeichnet. In der Abbildung IV sind drei weitere Wände aufgetreten, von denen die älteste 2—2 sich fast in der Mitte an die erste Wand ansetzt. Auf diese Weise wird von der einen Hälfte der ursprünglichen Knotenzelle, d. h. von der einen secundären Knotenzelle, ein sehr grosses Stück als erste peripherische Zelle abgeschnitten. Die später entstehenden peripherischen Zellen, welche durch die Wände 3—3 und 4—4 von den secundären Knotenzellen abgetrennt werden, sind kleiner und erfahren auch in der Folge eine weniger weitgehende Entwickelung als die erste. In Fig. V zeigt sich, dass der verbliebene Rest jeder der beiden secundären Knotenzellen durch eine Wand 5—5 resp. 6—6 in eine peripherische Zelle und in ein centrales Reststück zerlegt wird. Auf diese Weise sind also fünf peripherische Zellen entstanden, welche den Ausgangspunkt für weitere Entwickelung bilden, und zwei centrale Zellen, die Reste der secundären Knotenzellen, welche in der Folge keine Zelltheilungen mehr erfahren. Die Zahl der peripherischen Zellen des Knotens ist nicht immer gleich fünf, meist treten an kräftig entwickelten Sprossspitzen höhere Zahlen, besonders häufig die Sechszahl auf (vergl. Fig. 21, III).

Die zuerst ausgebildete peripherische Zelle ist, wie erwähnt, von allen die grösste und auch in der weiteren Entwickelung vor den übrigen bevorzugt, schon bevor sich ihre Aussenwand über den Umriss des Sprossknotens emporwölbt, verändert die Zelle ihren Umriss und drängt sich derart in die angrenzende secundäre Knotenzelle hinüber, dass die ursprünglich gerade verlaufende Halbirungswand 1—1 des Knotens an der Ansatzstelle der Wand 2—2 geknickt erscheint, wie das schon in der Fig. V ersichtlich ist, besonders aber in den älteren Stadien, welche in den Figuren II und III dargestellt sind, deutlich hervortritt. Es soll hier auf die Entwickelung der peripherischen Zellen nicht näher eingegangen werden, nur das muss noch erwähnt werden, dass alle peripherischen Zellen zu Blättern auswachsen, dass aber die zuerst gebildete ausserdem noch einem Achselspross den Ursprung gibt, und dementsprechend schon von Anfang an durch die Anordnung der auftretenden Theilungswände von ihren Nachbarinen verschieden ist. Wir können diese Angabe benutzen, um nun auch in ausgewachsenen Sprossknoten, in denen die grosse Zahl der Zellen die Orientirung erschwert, den Verlauf der ursprüng-

Digitized by Google

lichen Halbirungswand und die beiden Reststücke der secundären Knotenzellen aufzusuchen.

In Fig. 22 ist der mittlere Querschnitt eines älteren Sprossknotens nach einem Mikrotompräparat dargestellt. Die Zeichnung weicht, wie schon eine oberflächliche Vergleichung lehrt, in wesentlichen Punkten von dem Schema ab, welches Migula in seiner Fig. 73 *c* gegeben hat. Während dort ringsherum an der Basis der ersten Blattinternodien die Zellen des Knotens genau gleichmässig ausgebildet und angeordnet sind, zeigt das nach der Natur gezeichnete Bild eine annähernde Uebereinstimmung nur in denjenigen Abschnitten des Knotens, welche unterhalb der mit II, III, IV und V bezeichneten Blattreste liegen; in dem mit I bezeichneten Knotenabschnitt ist die Zellanordnung dagegen wesentlich anders, bedeutend complicirter und wir dürfen daraus nach dem früher Gesagten schliessen, dass dieser Abschnitt dem zuerst entstandenen Segment des Knotens entspricht, welches ausser einem Blatt zugleich den Achselspross entstehen lässt. Durch Vergleichung mit den oben besprochenen jüngeren Entwickelungszuständen des Sprossknotens gelingt es nun leicht, den Verlauf der Halbirungswand und der successiven Theilungswände aufzufinden. In der Fig. 22 sind diese zuerst entstandenen Wände einfach und mit stärkeren Linien gezeichnet und dadurch von den übrigen doppelt contourirten Wänden abgehoben. Die Bezeichnung

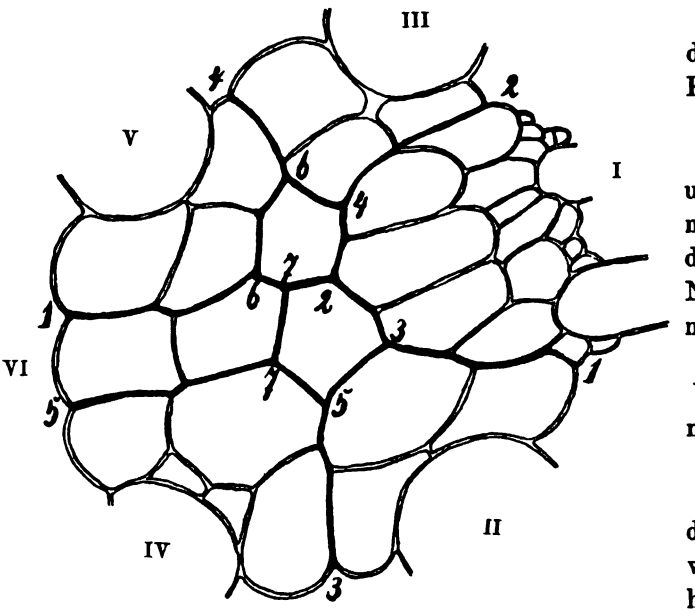


Fig. 22. Chara stelligera. Mittlerer Querschnitt eines älteren Sprossknotens. 42/1.

Digitized by Google

der Wände durch Nummern entspricht genau der in Fig. 21 angewendeten Bezeichnungsweise, eine directe Vergleichung dieser Figuren wird am schnellsten die Richtigkeit meiner Deutung und Numerirung ergeben.

Wir sehen, dass sich Chara stelligera in Bezug auf die ersten Theilungsvorgänge in den Sprossknoten von den übrigen Charen nicht unterscheidet. Da Migula auch über das Vorkommen der Halbirungswand in den zu Brutknöllchen werdenden Stengelknoten nur eine unsichere Angabe machen kann, so wird es wohl nicht überflüssig sein, zu bemerken, dass dort die ersten Theilungswände genau so auftreten wie in den beblätterten Knoten, deren Bau wir im Vorstehenden näher untersucht haben, und dementsprechend habe ich an ausgewachsenen Sternchen die Halbirungswand und die Reststücke der beiden secundären Knotenzellen an Mikrotomschnitten in allen Fällen leicht auffinden können. Um nicht die Zahl der Figuren bei meiner Arbeit übermässig anwachsen zu lassen, unterlasse ich es, diese an sich schon wahrscheinliche Thatsache durch Abbildungen zu belegen.

Es zeigt sich also, dass bezüglich der Zelltheilungsfolge ein Unterschied zwischen den gewöhnlichen Sprossknoten und den sternförmigen Brutknöllchen nicht constatirt werden kann. Auch bezüglich der Ablagerung von Stärke in den meisten Zellen des Knotens verhalten sich die oberirdischen Sprossknoten ebenso wie die unterirdischen Sternchen, und infolge dessen finden wir die ersteren zur Erzeugung neuer Sprosse nicht minder geeignet als die letzteren. In der normalen Entwickelung der Pflanze sterben am Ende der Vegetationsperiode nur die Internodialzellen der Sprosse und die Blätter ab, die Knoten werden dadurch isolirt und können beim Wiederbeginn der Vegetationszeit neue Sprosse in grösserer Anzahl erzeugen. Wir haben also keinen Grund, den oberirdischen Knoten im Gegensatz zu den sternförmigen Knoten der unterirdischen Sprosse die Bezeichnung als Bulbillen zu versagen. Ueberhaupt sind die Unterschiede der beiderlei Gebilde keinswegs sehr eingreifender Natur und grossentheils durch directe Beeinflussung von aussen her zu erklären.

Am auffälligsten ist das verschiedene Verhalten der beiden Knotenarten bezüglich der Beblätterung. An den oberirdischen Sprossknoten sehen wir die Blätter sich schon früh zu mehr oder minder langen Assimilationsorganen entwickeln, welche unter Umständen auch Träger von Geschlechtsorganen sind. Nach einer verhältnissmässig kurzen Lebensdauer, spätestens am Ende der Vegetationsperiode, zerfallen

Digitized by Google

die Blätter vollständig, so dass an dem ausdauernden Knoten ausser der grubigen Vertiefung zwischen den Zellen der Basilarknoten keine Spur der Blätter mehr zu finden ist. An den unterirdischen Bulbillen stellen die den Blättern entsprechenden Glieder kurze Zäpfchen dar, deren Zellen durch die im Innern aufgehäufte Stärke weiss erscheinen und die während der ganzen Lebensdauer des Knotens erhalten bleiben. Es wäre an sich denkbar, dass die Strahlen der Bulbillen schon in ihrer ersten Anlage eine von der Ausbildung der normalen Blätter verschiedene Entwickelungsrichtung einschlagen, jedenfalls wird es nöthig sein, das Gegentheil, das unserer Auffassung von der Natur der Bulbillen entpricht, sicher zu constatiren. Es möge desshalb hier noch kurz auf die Eigenthümlichkeiten der Blattbildung eingegangen werden.

Die Blätter der oberirdischen Sprossknoten bestehen bei Chara stelligera, von den Basilarzellen abgesehen, in der Regel nur aus zwei annähernd cylindrischen Internodialzellen und einem zwischen ihnen eingeschalteten scheibenförmigen Knoten. Der letztere besteht bei den verschiedenen Blättern eines Sprosses, ja eines Quirls, aus ungleich vielen Zellen und auch die Zahl der aus demselben zur Entwickelung kommenden Blättchen ist nicht constant. Bisweilen unterbleibt die Blättchenbildung gänzlich, bisweilen treten 1 oder 2, selten 3 Blättchen an der zum Spross gewendeten Seite eines Knotens auf. Aus dem Knoten entspringen ausserdem bei fertilen Exemplaren die Sporenknöspchen oder die Antheridien.

So verschieden nun auch die endliche Ausgestaltung der Blattknoten sein kann, so sind doch, wie ich an zahlreichen Beispielen constatirte, die ersten Theilungen in der scheibenförmigen Zelle, welche zum Blattknoten wird, überall dieselben bezüglich der Richtung und der zeitlichen Aufeinanderfolge der Theilungswände. Erst im späteren Verlauf der Entwickelung treten Ungleichmässigkeiten ein, welche zum Theil durch directe Beeinflussung von aussen bedingt sein mögen. An der Hand der nach Mikrotomschnitten angefertigten Querschnittbilder von Blattknoten, welche in Fig. 23 zusammengestellt sind, wird es uns leicht gelingen, die Theilungsvergänge in der zum Blattknoten werdenden Scheibenzelle zu verfolgen. Alle Abbildungen in der Figur sind so orientirt, dass die Seite des Blattknotens, welche bei der Anlage der Sprossachse zugekehrt war, nach unten gerichtet ist. Die Zertheilung der scheibenförmigen Knotenzelle des Blattes beginnt stets damit, dass an der der Abstammungsachse des Blattes zugekehrten Seite durch eine bogenförmige Wand eine Segmentzelle abgeschnitten wird. In den Abbildungen der Fig. 23 ist diese erste

Digitized by Google

Wand übereinstimmend mit 1—1 numerirt. Die Abbildung I zeigt ausser dieser schon eine weitere Theilungswand 2—2, welche, fast in der Mitte der ersten Wand ansetzend, bogenförmig nach rechts zum Knotenumfang verläuft und also eine zweite peripherische Zelle von der Knotenzelle abschneidet. Die dritte Wand 3—3 setzt sich gleichfalls an die erste an, wendet sich aber mit 2—2 divergirend nach links

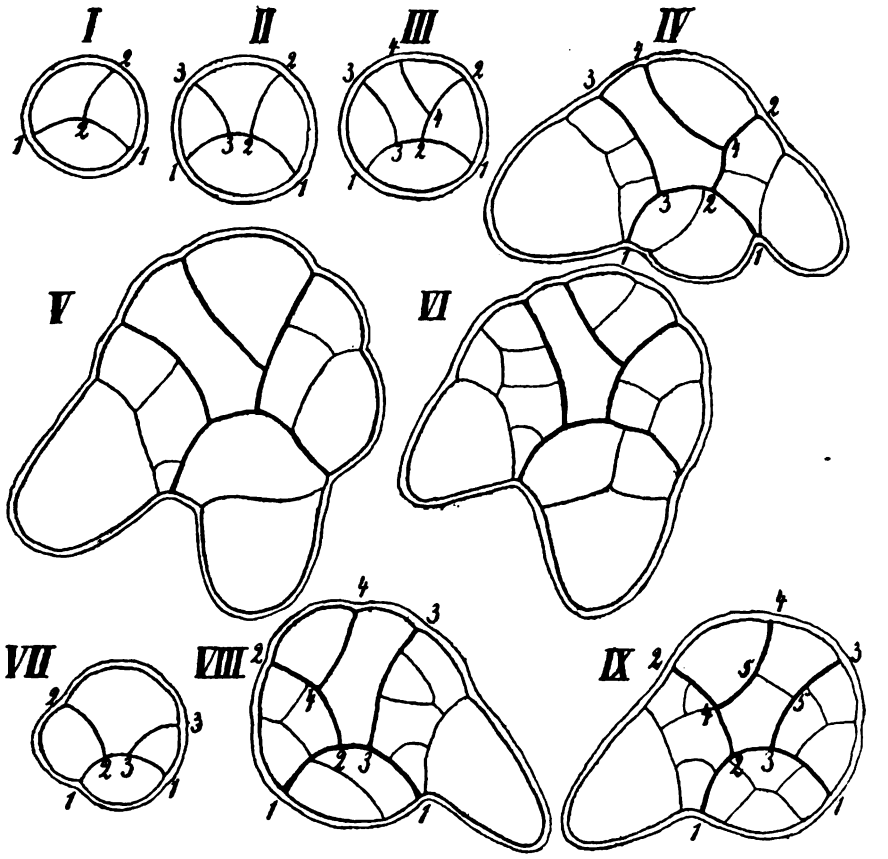


Fig. 23. Chara stelligera. Die Entwickelungsstadien der Blattknoten. 240/1. Vergl. Text auf Seite 424.

zum Umfang des Knotens. Zu den so gebildeten drei peripherischen Zellen kommt dann noch eine vierte, indem von der Wand 2—2 aus zum Umfang gehend eine weitere Theilungswand 4—4, welche nur schwach bogenförmig gekrümmt ist, das Reststück der ursprünglichen Knotenzelle in zwei, wenn auch verschieden gestaltete, doch annähernd

Digitized by Google

gleich grosse Theilzellen zerlegt. Fig. 23 II zeigt das dadurch erreichte Theilungsstadium. Es sind also nunmehr im ganzen vier peripherische Zellen von der ursprünglichen Knotenzelle abgeschnitten und ausserdem ist noch ein Reststück der Knotenzelle vorhanden, welches zwischen den Wänden 3—3 und 4—4 gleichfalls die Peripherie des Knotens erreicht.

Dieses Stadium bildet mit geringen Abweichungen in allen untersuchten Fällen die Grundlage für die weitere Zertheilung der vegetativen Blattknoten und es ist auch an älteren, vielzelligen Blattknoten nicht schwer, die ersten Theilungswände und ihre gegenseitige Lage zu reconstruiren. Die weitere Zertheilung des Knotens geht, wie die Abbildungen IV, V und VI der Figur zeigen, hauptsächlich von den peripherischen Zellen aus und zwar sind diese Zellen in gewissem Grade nach ihrer Entstehungsfolge bei der Weiterentwickelung bevorzugt. Der Rest der primären Knotenzelle bleibt gewöhnlich von der weiteren Entwickelung ausgeschlossen. Bisweilen tritt indessen in demselben, wie die Abbildung IX erkennen lässt, eine Theilungswand 5—5 auf, so dass dann eine weitere peripherische Zelle und ein central gelegenes Reststück der primären Knotenzelle resultieren. Die Abbildung IX zeigt zugleich eine weitere Eigenthümlichkeit bezüglich der Anordnung der ersten Theilungswände. Während in den oben besprochenen, in Abbildung I—VI dargestellten Fällen die zweite peripherische Zelle in der rechten Hälfte des Knotens liegt, verläuft die Theilungswand 2—2 von ihrer Ansatzstelle an 1—1 aus nach links zur Peripherie. Die Wand 3—3 tritt hier ebenfalls umgekehrt wie in den vorher besprochenen Fällen rechts auf und die Wand 4—4 dagegen wieder links. Aus den in der Abbildung VII und VIII wiedergegebenen etwas jüngeren Stadien ähnlicher Knoten ist die Richtigkeit dieser Numerirungsweise leicht zu ersehen. Die hier dargestellten Blattknoten sind also nur die Spiegelbilder der gleichen Stadien in der ersten Reihe, im Uebrigen aber herrscht bezüglich der relativen Lage der Wände volle Uebereinstimmung. Welche Ursachen dabei mitwirken, ob die zweite peripherische Blattknotenzelle rechts oder links von der ersten gebildet wird und welche Correlationen zwischen diesen Verschiedenheiten und der Lage der Organe zu einander bestehen, werde ich in einer späteren Abhandlung in einem andern Zusammenhang klar zu legen suchen, hier genügt uns die Constatirung der Thatsache, welche bei der directen Vergleichung der vegetativen Blattknoten mit den Knoten der Sternchenstrahlen wohl berücksichtigt werden muss.

Digitized by Google

Zu einer entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung der Sternchenstrahlen brauchbares Material in genügender Menge zu erlangen, ist äusserst schwierig, selbst wenn man in der nächsten Nachbarschaft eines Standortes der Pflanze wohnt. Meine Versuche, an cultivirten Exemplaren knöllchentragende Aeste zu erzielen, waren bisher hauptsächlich wohl wegen der Kürze der Zeit ohne Erfolg. Ich musste mich also auf das Studium ausgewachsener Knöllchen beschränken. Die auf diese Weise erlangten Resultate sind indess so vollkommen eindeutig, dass das Fehlen der entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung kaum als ein Mangel empfunden werden kann. Die Knoten an den Strahlen

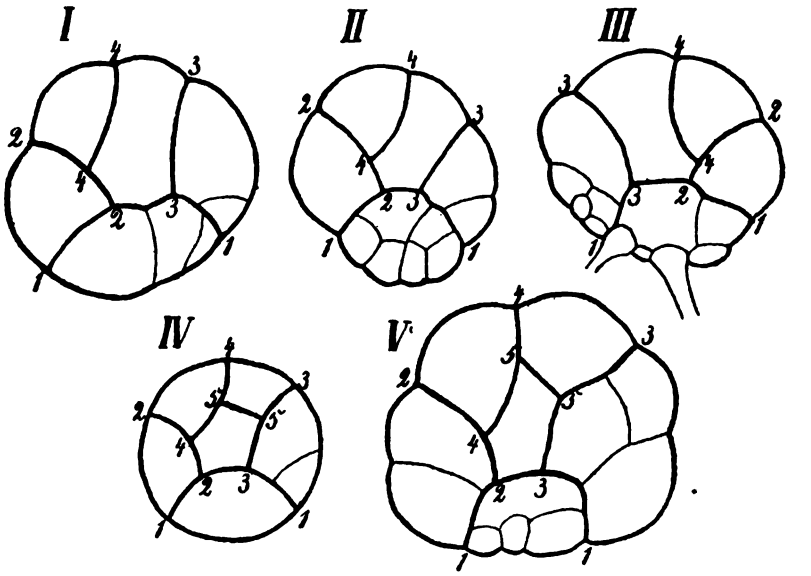


Fig. 24. Chara stelligera. Querschnitte durch verschiedene Blattknoten eines sternförmigen Knöllchens. 60/1.

der sternförmigen Bulbillen sind nämlich meist nur aus wenigen Zellen zusammengesetzt, welche wohl bezüglich ihrer Grösse und ihres Zellinhaltes von den Zellen der jugendlichen Blattknoten abweichen, hinsichtlich ihrer Lagerung und gegenseitigen Beziehung dagegen mit jenen völlig übereinstimmen. Die directe Vergleichung der Fig. 23 mit den in Fig. 24 gezeichneten Querschnitten einiger Knoten aus den Strahlen unterirdischer Knöllchen wird das ohne Weiteres ergeben. Ich muss aber dabei bemerken, dass der Vergrösserungsmassstab, in dem die Abbildungen der Fig. 24 dargestellt sind, nur ein Viertel von der in Fig. 23 angewendeten Vergrösserung beträgt. Die Figuren sind auch

Digitized by Google

hier wie in Fig. 23 so angeordnet, dass die Oberseite des Blattes, d. h. die Stelle des Knotens, welche der zur Abstammungsachse gewendeten Seite eines oberirdischen Blattknotens entspricht, nach unten gerichtet ist. Die Numerirung der Wände entspricht ebenfalls der in Fig. 23 angewendeten. Es ergibt sich, dass auch bei den Knoten der Sternchenstrahlen die erste Wand 1—1 an der Blattoberseite eine peripherische Zelle abschneidet. In der Fig. III liegen die zweite und vierte Wand in der rechten Hälfte der Knotenzelle, in den übrigen Figuren treten sie in der linken Hälfte auf. Die Wand 5—5 ist in den ersten drei Figuren nicht vorhanden, in den beiden letzten schneidet sie von dem Reststück der Knotenzelle eine weitere peripherische Zelle ab. Wir sehen also, dass die Knoten der Knöllchenstrahlen in der ersten Anlage genau dieselben Eigenthümlichkeiten zeigen wie die Knoten der oberirdischen Blätter. Auch insofern kann noch eine Uebereinstimmung constatirt werden, als bei der weiteren Entwickelung der peripherischen Zellen die zuerst gebildeten bevorzugt sind. Während die seitlichen und besonders die rückwärts gelegenen peripherischen Zellen ohne weitere Theilungen zu ihrer definitiven Grösse heranwachsen und sich mit Reservestoffen füllen, werden die zuerst abgeschnittenen Zellen meistens weiter zertheilt, es wird meistens in unmittelbarer Nähe des Knotenumfanges eine grössere Zahl kleiner Zellen abgeschnitten, welche in mehreren Stockwerken übereinander gelagert sind. In den Figuren ist natürlich nur eine Lage derselben, nämlich diejenige, welche zufällig von der Schnittebene getroffen wurde, gezeichnet. Aus diesen oberflächlich gelegenen Tochterzellen der ursprünglichen peripherischen Zellen gehen bei der Keimung der Knöllchen Wurzelhaare oder auch neue Sprossanlagen hervor.

Die Unterschiede, welche zwischen den Blättern der oberirdischen Sprossknoten und den Strahlen der Bulbillen bestehen, sind also wie die Unterschiede zwischen den zweierlei Knoten selber nur secundärer Natur. Die erste Anlage erfolgt mit der gleichen Regelmässigkeit wie bei den oberirdischen Sprossknoten, aber die Internodialzellen bleiben klein, die Knotenzellen theilen sich weniger reichlich und in fast allen Zellen treten Stärkekörner in grösster Menge auf. Im Grunde genommen handelt es sich hier um dieselbe Erscheinung, wie bei der Entstehung der Reservestoffbehälter der Blüthenpflanzen, nämlich um eine Entwickelungshemmung in der Gewebebildung. Hier, wie dort erreichen die ganz normal angelegten Zellen nicht den vollen Grad der innern Ausbildung, sie bleiben weniger differenzirt und mehr

Digitized by Google

dem embryonalen Zustande ähnlich, ein Umstand, der ja für die Erhaltung und Neubildung von Vegetationspunkten besonders günstig sein muss.

Bevor wir zur Betrachtung des Keimungsvorganges übergehen, möge noch kurz die Beschaffenheit der Stärkekörner besprochen werden. Montagne[1]) gibt bei seiner mehrfach erwähnten Arbeit über die Vermehrung der Charen durch Bulbillen auch Abbildungen der Reservestärke von Chara stelligera und erwähnt mehrfach, dass die Form der Stärke ebenso wie die Form der Bulbillen bei den verschiedenen Characeen verschieden sei, ohne sich indess auf die Darstellung der Unterschiede näher einzulassen.

Neben einfachen Körnern von respectabler Grösse kommen auch zusammengesetzte mit 2 bis 4, selten mehr Theilkörnern vor. Die Theilkörner sind bisweilen nur locker aneinandergefügt und zerfallen dementsprechend leicht bei der Präparation trockener Sternchen. In lebenden Bulbillen werden sie wenigstens anfänglich durch die vom Leucoplasten gebildete gemeinsame Hülle zusammengehalten. Besonders deutlich erkennt man das in den Zellen der oberirdischen Sprossknoten, in denen die Stärkebildner grün gefärbt sind. Dort findet man nicht selten grosse Körnergruppen von einer gemeinsamen Hülle umgeben, welche an den Stellen, wo sie am dicksten ist, deutlich grün erscheint. Wir finden hier also ganz ähnliche Verhältnisse wie sie von Dodel[2]) und von Binz[3]) für Pellionia Daveauana und von Arthur Meyer[4]) unter Berichtigung der Angaben der beiden letztgenannten Autoren von derselben Pflanze, sowie von einigen andern beschrieben und abgebildet worden sind. Die verhältnissmässig grossen Stärkekörner oder Körnergruppen sind, wie überall deutlich ersichtlich, stets ganz von dem Stärkebildner umschlossen. Wegen der Grösse der Körner, ihrer Vielgestaltigkeit und ihrer Zusammensetzung, sowie wegen der Deutlichkeit der Stärkebildner auch bei verhältnissmässig schwacher Vergrösserung dürfte die Stärke aus den Knoten der Chara stelligera, wo sie leicht zu beschaffen ist, für Uebungskurse noch günstiger sein als die von Dodel und Arthur Meyer empfohlene Pellionia-Stärke. Ob auch hier vorübergehende Lösungsvorgänge im Anschluss an die Ausbildung seitlicher Organe die Form der Stärkekörner und die Spaltenbildung in ihrem Innern

1) Ann. des scienc. nat. III. Serie t. 18 pl. 2 Fig. 5 u. 6.
2) Flora 1892 pag. 267.
3) Flora 1892, Ergänzungsband pag. 35.
4) Untersuchungen über die Stärkekörner 1895.

Digitized by Google

beeinflusst, habe ich, weil es mit meiner Fragestellung nicht im direkten Zusammenhange lag, vorerst nicht weiter verfolgt, ich glaube aber, dass auch für darauf abzielende Untersuchungen die Stärke der Chara stelligera besonders günstig ist. Um dem Leser eine Vorstellung von den grossen, schön und deutlich geschichteten Stärkekörnern in den Sprossknoten der Chara stelligera zu geben, habe ich einige derselben in Fig. 14 auf Tafel I zur Darstellung gebracht. Ganz einfache Körner trifft man in den oberirdischen Knoten seltener als die zusammengesetzten, unter den letzteren kommen neben andern gelegentlich auch halbzusammengesetzte mit gemeinsamen Aussenschichten vor. In den Zellen der sternförmigen Bulbillen ist die Zahl der einfachen Stärkekörner gewöhnlich grösser als diejenige der zusammengesetzten.

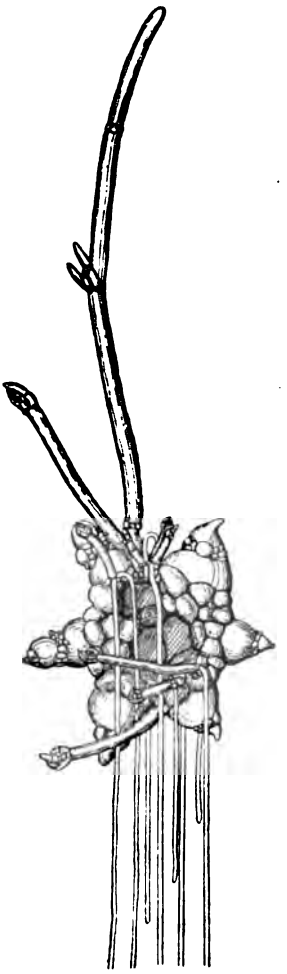


Fig. 25.
Chara stelligera.
Austreibende Bulbille. 9/1.

Bei der Keimung der Bulbillen werden die Stärkekörner in der gewöhnlichen Weise durch Diastasewirkung aufgelöst und verschwinden allmählich aus den durchsichtig werdenden Zellen, deren Inhalt während des Keimungsvorganges lebhafte Rotation zeigt. Ich habe zum Studium des Keimungsvorganges wieder die gleiche Methode verwendet, die ich bei der Keimungsgeschichte der Bulbillen von Chara aspera eingehend beschrieb. Die im Deckglaspräparat befindlichen Sternchen entwickelten schon nach wenigen Tagen zahlreiche Haarwurzeln und nach und nach traten mehrere Sprosse auf, die sich Monate lang normal verhielten. Ein derartiges zum Austreiben gebrachtes Sternchen ist in Fig. 25 abgebildet. Die Figur lässt erkennen, dass die Wurzelfäden sowohl wie die Sprossanlagen aus der Oberseite der Sternchen, d. h. aus der zur Sprossspitze hin gerichteten Seite derselben entspringen. Man erkennt an dieser Seite deutlich zwei grubenförmige Vertiefungen zwischen den Zellen, von denen die grössere, mehr central gelegene der Stelle entspricht, an

Digitized by Google

welcher die nächstobere, nunmehr zerfallene Internodialzelle der Hauptsprossachse sich ansetzte. Die kleinere Grube ist der Ort, an welchem der normale Achselspross aus dem Knoten entsprang. Durch das Vorhandensein dieser zweiten Grube, sowie durch die ungleiche Grösse der Zellen im Basilarknoten der Strahlen erscheint in der Figur das Sternchen viel unregelmässiger als in den Abbildungen Montagne's, Clavaud's, Migula's und Anderer, welche merkwürdiger Weise alle übereinstimmend die Sternchen nur von der viel regelmässigeren Unterseite dargestellt haben. Da das Sternchen ein Sprossknoten ist, so fehlt es an demselben, auch wenn der normale Achselspross bereits verschwunden ist, nicht an Zellen, welche zu Vegetationspunkten werden können, wir sehen sowohl aus dem Basalknoten des Achselsprosses als aus denjenigen einzelner Blätter sowohl accessorische Zweige (nacktfüssige Zweige) als auch Zweigvorkeime hervorgehen. Die Frage, welche Zellen in diesen Basalknoten die Fähigkeit besitzen, die eine oder die andere Zweigart aus sich hervorgehen zu lassen, oder ob etwa jede beliebige Zelle zum Spross auszuwachsen vermag, soll später erörtert werden. Sie steht in engster Beziehung zu der bisher unerledigten Frage, wie überhaupt die Verzweigung an den Sprossknoten der Characeen vor sich geht und kann nur im Zusammenhang mit derselben eingehend behandelt werden, was uns an dieser Stelle zu weit führen würde.

Migula, welcher Gelegenheit hatte, die Chara stelligera am natürlichen Standort zu beobachten, berichtet, dass die Strahlen der Sternchen gelegentlich und unter gewissen Umständen direct zu Seitenzweigen auswachsen können. Den Fall, dass aus den Knotenzellen der Blätter Sprossanlagen hervorgehen, habe ich in meinen Deckglaspräparaten mit Sicherheit constatiren können. Die Endzelle der Strahlen aber sah ich niemals zum Spross auswachsen, wodurch natürlich Migula's Beobachtung noch keineswegs in Zweifel gezogen werden soll.

V.

Nachdem wir nun in den einzelligen Wurzelknöllchen der Chara aspera, des Lamprothamnus alopecuroides und des Lychnothamnus macropogon, ferner den mehrzelligen Bulbillen von Chara baltica, Chara fragifera und Chara delicatula und endlich in den Sternchen der Chara stelligera die verschiedenen Formen der bei den Characeen auftretenden Brutknöllchen kennen gelernt haben, mag noch die Frage nach der Verbreitung derartiger Organe in der Familie der Characeen erörtert werden. In der Litteratur finden sich noch hin und wieder

Digitized by Google

Angaben über das Vorkommen von Brutknöllchen bei andern als den von uns bisher genannten Arten. So gibt z. B. Durieu[1]) an, er habe ausser andern auch bei Chara Baueri A. Br. (= Ch. scoparia Bauer) (Monographie pag. 118), ferner bei Chara foetida und fragilis Brutknöllchen gefunden und bezüglich der Gattung Nitella spricht er auf Grund seiner Beobachtungen die Vermuthung aus, dass die meisten, wenn nicht alle Arten, mit Bulbillen versehen sind. Mit Namen führt er als sicher bulbillentragend die folgenden Arten auf: Nitella opaca, N. capitata, N. translucens, N. tenuissima, N. gracilis. Von der letzteren Art schreibt er:[2]) en outre, dans cette espèce on voit un tube unicellulé, sensiblement plus gros que les tubes radicellaires, partir du bulbe radical, se renfler à son extrémité en bulbe secundaire, qui bientôt émet des racines et donne naissance à un nouvel individu: c'est un véritable stolon.

Eine weitere Angabe über das Vorkommen von Bulbillen bei andern als den im Vorstehenden eingehender behandelter Characeen findet sich bei Clavaud in einer nachträglich hinzugefügten Anmerkung. Es heisst dort: Ai-je besoin de dire, que les bulbilles étoilés, de même que les bulbilles oviformes, ne sauraient être l'apanage exclusif d'une espèce unique, et qu'on peut les rencontrer ailleurs au moins exceptionellement? Ayant trouvé, le 31 juillet dernier, dans l'étang de Saint-Julien-en-Born (Landes), une plante, qu'il convient de rapporter au Chara connivens Salzm., j'ai observé, sur l'un des individus recueillis, deux étoilés parfaitement identiques avec celles du Ch. stelligera. — Zum Theil werden diese Angaben der beiden französischen Autoren auf ungenauer Beobachtung beruhen, so hat Durieu bei den Nitellen offenbar den sprossreichen Vorkeimquirl, beziehungsweise den Wurzelquirl des Vorkeims für ein Brutknöllchen gehalten. Die Chara fragilis, welche Bulbillen trug, wird höchst wahrscheinlich eine Chara delicatula gewesen sein, welche früher mit jener Art vereinigt wurde. Auch ob das sternförmige Knöllchen, welches Clavaud einer Chara connivens zuschreibt, nicht einer Chara stelligera angehörte, erscheint mir zweifelhaft. Dagegen entbehren die Angaben über das Vorkommen von Bulbillen bei Chara scoparia und Chara foetida der reellen Grundlage nicht. Ich sah eine Chara foetida longebracteata vom Aschauer Weiher bei Berchtesgaden, an welcher kleine, stärkereiche Wurzelknöllchen vor-

1) Bull. de la soc. bot. de France 1860 t. VII p. 627 f.
2) a. a. O. p. 630/31.

Digitized by Google

handen waren, die mit den kleinen ungelappten Wurzelknöllchen der Chara baltica vergl. Fig. 16 A auf Seite 33 die grösste Aehnlichkeit besassen.

Ausser bei den schon genannten Arten beobachtete ich ferner gelegentlich sowohl Sprossknollen als auch, wenngleich seltener, kleine Wurzelknöllchen bei verschiedenen, zur nächsten Verwandtschaft der Chara baltica gehörigen Arten, so bei Chara rudis, Ch. hispida, Ch. horrida, Ch. intermedia, Ch. polyacantha.[1]) Es waren stets die untersten, wohl unterirdisch erwachsenen Sprossknoten, die durch die Anschwellung und weisse Färbung sich schon makroskopisch als besondere Ueberwinterungsorgane erkennen liessen. Bei allen diesen Arten können übrigens auch die oberirdischen Stengelknoten als Ueberwinterungsorgane functioniren, indem sie bei dem Zerfall der Pflanze erhalten bleiben und im Beginn der neuen Vegetationsperiode zahlreiche neue Sprosse erzeugen, welche anfangs durch die in dem Knoten aufgespeicherten Reservestoffe ernährt werden. Ein genereller Unterschied zwischen den normalen Sprossknoten und den weissen, stärkereichen Brutknöllchen existirt also hier noch weniger als etwa bei Chara stelligera, und dass die letzteren Gebilde im Entwickelungsgang dieser Arten keine sehr wichtige Rolle spielen, erhellt schon aus ihrem mehr gelegentlichen Auftreten. In manchen Jahren und an manchen Standorten sucht man an zahlreichen Exemplaren nach ihnen vergebens.

Wir sind am Ende unserer Untersuchung angelangt; ich habe mich bemüht, zunächst überall die thatsächlichen Verhältnisse im Aufbau und in dem Verhalten der verschiedenen Bulbillen, welche bei Characeen bekannt geworden sind, nach Möglichkeit festzustellen und glaube als allgemeinstes und wichtigstes Resultat meiner Untersuchung den Satz ansehen zu dürfen, dass die Regelmässigkeit und Gesetzmässigkeit, welche den Bau und die Entwickelung der Characeen beherrscht, auch bei den Bulbillen, gleichviel welcher Art dieselben sind, keine Ausnahme erleidet, und dass die Bulbillen in allen Fällen nur als Modificationen oder als Metamorphosen gewisser vegetativer Organe angesehen werden müssen.

1) Für Ch. hispida und Ch. baltica gibt übrigens A. Braun schon 1852 das Vorkommen von unterirdischen, mit Amylum erfüllten, überwinternden Stengelknoten an.

Digitized by Google

II. Der Bau der Sprossknoten bei den Characeen.

Einleitung.

Wenn man die Angaben der Litteratur über den Bau der Sprossknoten der Characeen vergleicht, so gewinnt man den Eindruck, als ob die Zelltheilungsfolge und die Zellanordnung in diesen Theilen nur in ihren ersten Anfängen einige Gesetzmässigkeit aufweisen, während im weiteren Verlauf der Entwickelung die Zelltheilungen ohne bestimmte Ordnung und in den einzelnen Knoten derselben Pflanze in verschiedener Weise erfolgen, so dass im verwachsenen Knoten eine Zurückführung der Zellenordnung auf die den Aufbau der übrigen Pflanze beherrschenden Bildungsgesetze nicht wohl möglich sei. Diese Anschauung ist indess durch die bisher über diesen Punkt angestellten Untersuchungen nicht in genügender Weise begründet worden. Man hat wohl die Zelltheilungen in den Sprossknoten bis zu einem gewissen Punkte an einzelnen Beispielen genauer verfolgt, sobald aber die Complicirtheit der Zellanordnung im Knoten die Beobachtung erschwerte, oder sobald die von Fall zu Fall wechselnde Zellenfolge eine Gesetzmässigkeit nicht ohne Weiteres erkennen liess, verzichtete man auf das weitere Eindringen in die Bau- und Entwickelungsverhältnisse. So ist es gekommen, dass wir nicht einmal Angaben darüber finden, ob etwa jede Zelle eines Knotens, die nicht zum Blatt oder zur Berindungszelle wird, einem accessorischen Spross oder einer Haarwurzel den Ursprung geben kann, oder ob einzelne Zellen bevorzugt sind und welchen Ursprungs diese Zellen sind; und an den zahlreichen Abbildungen verzweigter Knoten — man vergleiche z. B. Pringsheim's Tafel X im dritten Band seiner Jahrbücher oder die Figuren 22 und 23 in Migula's Characeen, anderer nicht zu gedenken — finden wir die fraglichen Verhältnisse oft in ganz auffälliger Weise durch eine gänzlich unmotivirte Schraffirung wie mit einem keuschen Feigenblatt verdeckt, ein deutliches Zeichen dafür, dass die betreffenden Autoren über das, was sie sorgsam verhüllten, keine sichere Auskunft

Digitized by Google

zu geben wussten. Pringsheim[1]) erklärt auch unumwunden den Sprossknoten für einen complicirten Zellkörper, dessen „Bildungsgeschichte bisher noch nicht über die ersten Stadien seiner Entwickelung hinaus hat geführt werden können". Migula[2]) macht wohl den Versuch, in einem bestimmten Fall bei Chara hispida den Bau des Basalknotens des Blattes aufzuklären, seine Auffassung entspricht indess nicht den thatsächlichen Verhältnissen und es ist nicht möglich, aus seiner Darstellung eine sichere und genaue räumliche Vorstellung von der Lagerung der Zellen im Basalknoten der Blätter dieser Art zu gewinnen. Für die Discussion gewisser principieller Fragen, besonders für das Verständniss der verschiedenen Sprossarten der Characeen der Wurzelfäden und der Vorkeime und für die Erkennung der Beziehungen dieser Gebilde zu einander scheint mir die genaue Kenntniss des morphologischen Aufbaues der Sprossknoten unerlässlich. Erst wenn wir im Stande sind, den Ursprung und morphologischen Werth jeder einzelnen Zelle im Sprossknoten anzugeben, wird es möglich sein, über die Entstehung der Seitenzweige und der accessorischen Bildungen ein Urtheil zu fällen. Die vorliegende Abhandlung verfolgt desshalb den Zweck, die Bauverhältnisse der Sprossknoten bei einer Anzahl von Arten zu studiren und darzuthun, dass, entgegen der Auffassung der älteren Autoren, auch bei der Ausbildung der Knoten jeder Schritt der Zelltheilung einer bestimmten Gesetzmässigkeit unterliegt. Die verbesserte Technik, insbesondere auch die Anwendung des Mikrotoms ist uns dabei ein wesentliches Hilfsmittel, um die Schwierigkeiten zu überwinden, welche die früheren Bearbeiter dieser Frage an der Aufklärung der complicirten morphologischen Verhältnisse verhinderte.

Nicht minder schwierig als die Constatirung des Zusammenhanges der Zellen in den Zellkörpern der Knoten erscheint es mir, die thatsächlichen Verhältnisse so darzustellen, dass der Leser eine räumliche Vorstellung von der Zellanordnung gewinnt, und ich weiss nicht, ob nicht trotz aller besonderer Aufmerksamkeit, die ich auf Klarheit der Diction verwendete, und trotz der zahlreichen Abbildungen, welche die Darstellung des Textes unterstützen, die Geduld des Lesers allzusehr in Anspruch genommen wird. Nur der Wunsch, dem Leser vollen Einblick in die Verhältnisse zu verschaffen, auf denen meine Schlussfolgerungen in einer folgenden Abhandlung basirt sein werden,

1) N. Pringsheim, Über die Vorkeime etc. Pringsh. Jahrb. III p. 296.
2) Migula, Characeen p. 15.

Digitized by Google

veranlasst mich, nach der mühsamen Untersuchung auch noch die Mühe der Darstellung der Resultate zu übernehmen.

Die Keimungsgeschichte, die Entstehung des Hauptsprosses, die ersten Theilungen der Scheitelzelle und der Sprossknoten, die Bildung der Blätter und der Rindenzellen sind schon oft genug beschrieben worden und wir besitzen in Braun's Werken, besonders in seinen Abhandlungen über die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Characeen [1]) und in der Einleitung zur Characeenbeschreibung in der Kryptogamenflora von Schlesien geradezu klassische Darstellungen dieser Dinge, die an Klarheit und Übersichtlichkeit nichts zu wünschen übrig lassen. Ich glaube aber doch eine zusammenhängende Darstellung auch der bereits bekannten Dinge an dieser Stelle nicht ganz unterlassen zu sollen, schon um das Verständniss der später zu schildernden complicirteren Zellanordnungsverhältnisse durch allmähliches Fortschreiten vom Einfachen zum Zusammengesetzteren zu erleichtern und um für die öfters wiederkehrenden Begriffe allgemeinverständliche Bezeichnungen zu gewinnen, die die Darstellung des Neuhinzukommenden vereinfachen und übersichtlicher machen können.

Die Characeen repräsentiren sich makroskopisch im Allgemeinen als radiär gebaute Gewächse, deren Hauptspross mit fadenförmigen, verzweigten Rhizoiden im Schlamm befestigt ist und wenn nicht äussere Einflüsse wie einseitige Beleuchtung oder Strömung des Wassers dem entgegenstehen, negativ geotropisch senkrecht aufwärts wächst. Die Sprossaxe, welche an der Spitze eine Scheitelzelle mit unbegrenzter Theilbarkeit besitzt, ist regelmässig in Internodien und Knoten gegliedert. Die Internodien bestehen der Hauptsache nach aus einer einzigen cylindrischen, mehr oder minder langgestreckten Zelle. Die Knoten stellen eine biconcave flache Zellscheibe dar, aus deren Umfang neben einem oder zwei den Bau des Hauptsprosses wiederholenden Seitensprossen ein Wirtel von seitlichen Organen mit begrenztem Wachsthum hervorgeht, die als Blätter bezeichnet werden. Bei den Charen entspringen aus den Knoten des Hauptsprosses ausser den genannten Gebilden noch die Nebenblätter oder Stipulae, welche unterhalb des Blattwirtels einen ein- oder mehrreihigen Kranz bilden, und die Berindungszellen, welche die angrenzenden Internodialzellen des Hauptsprosses und selten auch das basale Ende der Blätter mit einer einschichtigen Rinde überkleiden. Ausser den genannten normalen Provenienzen der Sprossknoten können noch Wurzelfäden, Zweigvorkeime, Adventivsprosse und -Blätter an den Knoten auftreten.

1) Monatsber. der Akad. d. Wiss. zu Berlin 1852/1853.

Digitized by Google

Die Blätter eines Wirtels sind ihrer Entstehungsfolge und ihrer Entwickelung nach nicht vollkommen gleichwerthig. Das zuerst angelegte Blatt trägt meistens in seiner Achsel den normalen Seitenspross. Die übrigen Blätter werden nach einander in rascher Folge links und rechts von dem ersten im Umfange des Knotens angelegt, so dass die jüngsten Blätter an der vom ersten Blatt abgewendeten Seite des Knotens neben einander zu stehen kommen. Die Blätter sind wie der Spross aus Internodien und Knoten zusammengesetzt, die ersteren sind gleichfalls aus einer einzigen cylindrischen Zelle gebildet, die letzteren stellen wieder eine biconcave Zellscheibe dar, aus welcher die Anlagen der einfachen oder wiederum in gleicher Weise verzweigten Seitenblättchen und bei den Charen oft noch die Berindungszellen der Blattinternodien hervorgehen. Auch die Geschlechtsorgane Antheridien und Oogonien nehmen, wo sie vorhanden sind, in der Regel ihren Ursprung aus den Knoten der Blätter. Die Zahl der Knoten und Internodien am einzelnen Blatt ist oft bei der gleichen Art und im selben Blattwirtel verschieden. Häufig wird die Blattspitze aus mehreren cylindrischen den Internodialzellen ähnlichen Zellen gebildet, zwischen denen keine Knoten mehr angelegt sind.

Die unmittelbar an der Ursprungsstelle eines Blattes im Knoten des Hauptsprosses liegenden Zellen werden als zum Blatt gehörig betrachtet und bilden in ihrer Gesammtheit den Basalknoten des Blattes. Ausser den Basalknoten der Blätter und der Basis des normalen Achselsprosses finden sich in den Sprossknoten stets zwei oder mehr Zellen, in centraler Lage, welche als stammeigene Zellen des Knotens angesehen werden müssen. Ueber die Zahl, Anordnung und Entstehungsfolge der Zellen in den Basalknoten der Blätter sowie über die Zusammensetzung der basalen Zellgruppe an den Achselsprossen existiren in der Litteratur nur allgemeine Angaben. Al. Braun schreibt, dass die Zellenordnung in diesen Theilen der Sprossknoten wechselnd sei und keine bestimmte Gesetzmässigkeit erkennen lasse.

Bevor wir unsere eigene Untersuchung über diesen Gegenstand beginnen, ist es nöthig, noch in Kürze einiger morphologischer Eigenthümlichkeiten der Characeen zu gedenken, welche sich hauptsächlich auf die Zahl und auf die Stellung der seitlichen Organe zu einander beziehen. Die Zahl der Blätter an den einzelnen Knoten des Hauptsprosses wechselt bei den verschiedenen Arten in ziemlich weiten Grenzen. Während bei den Nitellen meist nur sechs oder selbst nur fünf Blätter in einem Quirl vorhanden sind, finden sich unter den Charen einige Formen, bei denen 12 oder 14 oder noch mehr Blätter

Digitized by Google

am einzelnen Hauptsprossknoten gezählt werden. Auch an dem Spross einer einzelnen Art kann die Zahl der Blätter meist freilich innerhalb ziemlich enger Grenzen wechseln, indem z. B. auf 8 zählige Quirle 7- und 6 zählige folgen oder umgekehrt. Wo die Blattzahl der Quirle übereinstimmt, da findet in der Anlage wenigstens regelmässige Alternanz zwischen den aufeinanderfolgenden Blattwirteln statt. Wo die Blattzahl wechselt, gilt dasselbe wenigstens für die erstangelegten Blätter, indem das den normalen Achselspross tragende Blatt I jedes Quirls gegen das gleiche Blatt des vorhergehenden Quirls um eine halbe Blattbreite nach vorne rechts verschoben ist. Die Erstlingsblätter der Quirle und also auch die Achselsprosse bilden somit in der Anlage eine Spirale, welche am Hauptspross vorne von unten

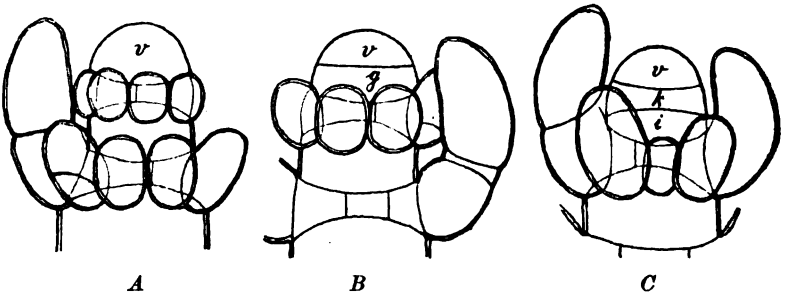


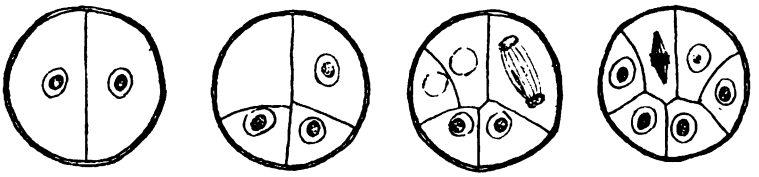
Fig. 26. Sprossspitze einer Nitilla in drei aufeinanderfolgenden Entwickelungsstadien. *v* Scheitelzelle, *g* Urzelle eines Sprossgliedes, *k* Urzelle eines Sprossknotens, *i* Internodialzelle. 230/1.

links nach oben rechts in halben Blattbreiten fortschreitet. Am erwachsenen Spross ist dieses Verhältniss dadurch verändert, dass die sich streckenden Internodien drehwüchsig sind und also den obern Knoten gegen den untern verschieben. Diese Verschiebung findet regelmässig in der Richtung des Verlaufes der oben beschriebenen Spirale statt, so dass also der in der Anlage nur eine halbe Blattbreite betragende Uebergangwinkel der auf einander folgenden Primärblätter oft sehr wesentlich vergrössert wird.

Indem wir nun an die Aufklärung der anatomischen Verhältnisse der Sprossknoten herantreten, gehen wir am besten von der Entwickelungsgeschichte dieser Gebilde aus, welche wenigstens in ihren ersten Phasen bei allen daraufhin untersuchten Arten übereinstimmend verläuft. Der Vegetationspunkt des Hauptsprosses wird von einer halbkugeligen Scheitelzelle eingenommen (Fig. 26 *A v*), welche dicht mit körnigem Protoplasma erfüllt ist und einen verhältnissmässig grossen Zellkern besitzt. Der letztere theilt sich mitotisch mit einer im Sinne

Digitized by Google

der Längsachse des ganzen Sprosses aufrecht stehenden Spindel in zwei Kerne, zwischen denen, entsprechend der Lagerung der Tochterkerne, horizontal, senkrecht zur Längsachse des Sprosses eine Scheidewand auftritt. Die Scheitelzelle *v* ist dadurch in eine gipfelständige als Scheitelzelle weiterfungirende Zelle *v* und in eine darunter liegende Zelle *g* getheilt, welche die Urzelle eines Stengelgliedes, d. h. eines Stengelinternodiums, mit dem dazu gehörigen Stengelknoten ist (Fig. 26 *B*). Die Zelle *g*, wir wollen sie im Folgenden kurz als Gliederzelle bezeichnen, theilt sich nämlich nach einer weitern Karyokinese durch eine etwas urglasförmig nach oben gewölbte Querwand (Fig. 26 *C*) in einen oberen Abschnitt, die Knotenzelle *k*, welche zum Sprossknoten



A *B* *C* *D*

Fig. 27. Querschnitte junger Sprossknoten von Chara aspera. *A—D* aufeinanderfolgende Theilungsstadien. 360/1.

wird, und in einen unteren Abschnitt die Internodialzelle *i*, welche keine weitere Zelltheilung erfährt, sondern einfach durch Wachsthum ihre endgiltige morphologische Ausbildung erlangt. Wir können also das Wachsthumsgesetz der Characeensprosse, von dem bisher keine Ausnahme bekannt ist, ausdrücken durch die Formel:

$$V = (v + g)$$
$$= [v + (k + i)]$$

Die in der rechten Seite der Gleichung mit *v* bezeichnete junge Scheitelzelle wächst wieder auf die ursprüngliche Grösse *V* heran und wird durch erneute Zelltheilung $= (v + g_1) = [v + (k_1 + i_1)]$. Der Aufbau eines ganzen Sprosses aus seiner Urscheitelzelle *V* würde also in der Formel zum Ausdruck kommen:

$$V = [v + (k_n + i_n) + (k_{n-1} + i_{n-1}) + \ldots + (k_1 + i_1) + (k + i)].$$

Die morphologische Ausbildung der Zelle *i* schliesst, wie erwähnt, mit ihrer Streckung ab, die Knotenzelle *k* aber wird durch weitere Zelltheilung zu einer vielzelligen Scheibe, aus deren Umfang die Blätter und die Seitensprosse hervorgehen. Die Zertheilung der Zelle *k* wird durch das Auftreten einer verticalen Wand eingeleitet, welche die in der Oberansicht kreisförmige Zelle in zwei annähernd gleiche Hälften zertheilt, wie das in der Abbildung *A* der Fig. 27

Digitized by Google

dargestellt ist. Wir nennen diese Zellen die Halbirungszellen. Die Lage der Wand, durch welche die Knotenzelle in die Halbirungszellen zerlegt wird, zeigt eine ganz bestimmte Beziehung zu der Halbirungswand des nächstälteren Knotens, und zwar ist sie so orientirt, dass die Stellen, an welchen sie den Umfang der Knotenzelle erreicht, um eine halbe Blattbreite gegen die correspondirenden Stellen im nächstunteren Knoten verschoben sind. Da die aus dem Knoten sich entwickelnden seitlichen Organe in Bezug auf ihre räumliche Anordnung von der Halbirungswand in jedem Knoten in der gleichen Weise abhängig sind, so ist durch die Anlegung der Halbirungswand schon die später hervortretende Alternanz der Blätter in gleichzähligen Quirlen und die Spiralstellung der Primärblätter und ihrer Achselsprosse indicirt.

Denken wir uns den wachsenden Characeenspross aufrecht so vor uns orientirt, dass die Spirallinie der Primärblätter vorne oben endet, so also, dass der an dem von uns untersuchten jüngsten Knoten zu erwartende Achselspross und das zugehörige Blatt I normaler Weise vorne in der Mitte zu liegen kommen muss, so verläuft die Halbirungswand in die Knotenzelle von vorne nach hinten. Wir wollen die Seite des Knotens, welche bei dieser Orientirung nach vorne gerichtet ist, als die Vorderseite des Knotens bezeichnen und wir können demnach unter den Halbirungszellen eine rechte und eine linke unterscheiden, welche wir in den Figuren als *hr* bezw. *hl* bezeichnen wollen.[1]) Die rechte Halbirungszelle ist in der Entwickelung bevorzugt, in ihr tritt zuerst wieder Kerntheilung ein und eine verticale Theilungswand, welche sich einerseits an die Halbirungswand, andererseits vorne rechts an den Umfang der Knotenzelle ansetzt, schneidet von der Halbirungszelle ein Stück ab, welches von oben gesehen, als ein Kreisausschnitt in der kreisförmigen Knotenzelle erscheint. Wenig später tritt der gleiche Theilungsvorgang auch in der linken Halbirungszelle ein, wobei die abgeschnittene Theilzelle vorne links von der Halbirungswand zu liegen kommt. In der Figur 27 *B* ist der Querschnitt eines Sprossknotens nach der Natur gezeichnet, in welchem dieses Stadium der Knotentheilung erreicht war. Die Figuren 27 *C* und *D*, welche gleichfalls nach Querschnitten durch junge Sprossscheitel gezeichnet wurden, stellen etwas ältere Theilungsstadien dar. Sie zeigen, dass in jeder Halbirungszelle nach der ersten Theilungswand eine weitere Theilung durch senkrechte Wände erfolgt, welche von

1) Die Ausdrücke rechts und links beziehen sich, wie aus der Figur 28 hervorgeht, auf den Beschauer.

Digitized by Google

der ersten Theilungswand ausgehend, bogenförmig zum Umfang des Knotens verlaufen. An die neuentstandene Wand setzt sich in jeder Zellhälfte, wenn der Raum dafür vorhanden ist, eine weitere senkrechte Wand an, die in gleicher Weise bogenförmig zum Knotenumfang verläuft. Wenn zuletzt der Restabschnitt der Halbirungszelle zwischen der Halbirungswand und der letztentstandenen bogenförmigen Theilungswand nur noch einen schmalen Streifen bildet, so tritt als letzter Schritt in dem Theilungsprocess eine senkrechte Wand auf, welche von der vorhergehenden bogenförmigen Wand direct zu der Halbirungswand hinüber geht, welche also den Rest der Halbirungszelle in eine centrale und in eine peripherische Zelle zertheilt.

Auf diese Weise ist in jeder Halbirungszelle ein Halbkreis von peripherischen Zellen abgegrenzt worden, während der Rest der Halbirungszelle als centrale Zelle übrig bleibt. Die peripherischen Zellen sind die Urzellen der Blätter, wir bezeichnen sie mit *u*. Man findet gewöhnlich angegeben, dass die peripherischen Zellen in den beiden Halbirungszellen in regelmässiger Abwechselung angelegt werden, so dass also in der rechten Halbirungszelle *hr* ausser der ersten peripherischen Zelle auch die dritte, fünfte, also alle ungeraden, gebildet werden, dass dagegen die linke Halbirungszelle *hl* alle geraden peripherischen Zellen enthalten müsste. Dass diese Annahme nicht immer zutrifft, beweisen die Figuren 27 *C* und *D*, in denen die linke Halbirungszelle neben der zweiten die dritte peripherische Zelle enthält. Die Zelltheilungen in den beiden Halbirungszellen gehen nach der Anlage der beiden ersten peripherischen Zellen unabhängig von einander vor sich und folgen so schnell auf einander, dass die Zeitdifferenz in ihrer Entstehungsfolge keine Rolle spielen kann. Um aber für die einzelnen peripherischen Zellen des Knotens eine bestimmte Bezeichnung zu haben, wollen wir dieselben so nummeriren, als ob die Annahme von einer regelmässigen Abwechslung in der Bildung derselben richtig wäre; d. h. wir bezeichnen die peripherischen Zellen der rechten Halbirungszelle von vorne nach hinten als u_1, u_3, u_5 u. s. w. diejenigen der linken Halbirungszelle als u_2, u_4, u_6 u. s. w. und entsprechend diesem Zahlenindex werden wir die aus diesen Zellen entspringenden Blätter als Blatt I, II u. s. w. bezeichnen. Für die centrale Restzelle der Halbirungszellen wollen wir das Zeichen *c* einführen und durch ein hinzugefügtes *r* oder *l* andeuten, ob die Centralzelle der rechten oder linken Halbirungszelle angehört. Mit Zugrundelegung dieser Bezeichnungsweise, welche auch in der Figur 28 angewendet worden ist, können wir das allgemein giltige Theilungsgesetz der

Digitized by Google

Sprossknoten der Characeen durch die folgende Formel zum Ausdruck bringen

$$K = hr + hl$$
$$= (cr + u_1 + u_3 + \ldots u_{2n-1}) + (cl + u_2 + u_4 + \ldots u_{2n})$$

wobei n die in den einzelnen Fällen wechselnde Anzahl der Blatturzellen in der rechten Halbirungszelle bedeutet. Ist die Gesammtzahl der Blatturzellen im Knoten eine ungerade, wie in dem in Figur 28*B* dargestellten Falle, so muss in der Formel das Glied u_{2n} fortbleiben, es schliesst also die Reihe der Blatturzellen in dem der linken Halbirungs-

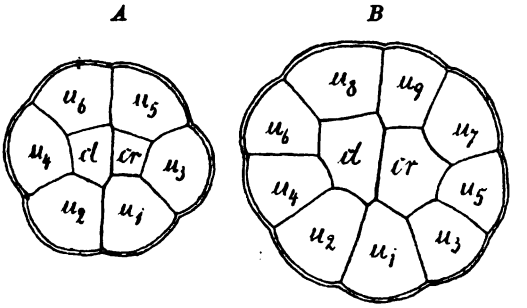


Fig. 28. Querschnittbilder junger Sprossknoten. *A* von Chara aspera. *B* von Chara baltica. u_1 u_2 . . . Urzellen der Blätter, *cl* das Reststück der linken, *cr* das Reststück der rechten Halbirungszelle der Urzelle des Knotens.

zelle entsprechenden Hintergliede mit u_{2n-2} ab. Unter Umordnung der Glieder können wir die das Theilungsgesetz ausdrückende Formel auch in folgender Weise schreiben:

$$K = (cr + cl) + (u_1 + u_2 + \ldots + u_{2n})$$

wobei der erste Klammerausdruck der rechten Gleichungsseite diejenigen Elemente enthält, welche als stammeigene bezeichnet werden müssen, während die in der zweiten Klammer stehenden Ausdrücke den Zellen entsprechen, aus denen die seitlichen Organe sich entwickeln.

Da die Wände, welche den Sprossknoten von den benachbarten Internodien abgrenzen, uhrglasförmig gebogen sind und zwar so, dass ihre convexen Seiten gegen einander gekehrt sind, so haben die Zellen im Knoten ungleiche Höhe. Die centralen Reststücke der Halbirungszellen sind am niedersten, sie stellen flache Tafeln dar. Die peripherischen Zellen dagegen sind nach aussen höher als innen. Sie stellen, von kleinen Unregelmässigkeiten abgesehen, abgestumpfte Pyramiden oder Keile dar, deren Grundfläche in der Peripherie des Knotens liegt, während der abgestumpfte Gipfel an eine der centralen Restzellen grenzt.

Digitized by Google

I. Nitella gracilis.

Bis zu der geschilderten Phase der Entwickelung des Sprossknotens findet bei allen untersuchten Characeen, abgesehen von der auch beim einzelnen Individuum schwankenden Zahl der peripherischen Zellen, völlige Uebereinstimmung statt. Aber schon der nächste Entwickelungsschritt bietet bei den einzelnen Arten Verschiedenheiten dar, so dass wir genöthigt sind, um einen Einblick in die Gesetzmässigkeit des Ausbaues der Knoten zu gewinnen, zunächst einzelne bestimmte Objecte in Untersuchung zu nehmen. Wir beginnen mit den Nitellen, die wegen des Mangels der Berindungszellen und auch wegen der Beschaffenheit der Zellwände und des Zellinhaltes am leichtesten Einblick in ihre Bauverhältnisse gewähren. Bei der Verfolgung des Entwickelungsganges bereitet indess hier wie bei den Charen der Umstand Schwierigkeiten, dass die Zelltheilungen in den Organen meist sehr schnell aufeinanderfolgen, so dass selbst bei der Durchmusterung eines sehr umfangreichen Materials die einfacheren Stadien nicht immer in ununterbrochener Reihenfolge aufzufinden sind. Ich habe, um dieser Schwierigkeit zu entgehen, einen andern Weg eingeschlagen. Die Characeen variiren bekanntlich sehr leicht innerhalb weiter Grenzen, und zwar finden sich neben Wuchsformen, welche nur durch Zahl, Grösse und Richtung ihrer einzelnen Organe verschieden sind, bisweilen auch solche, die wesentlich einfacher organisirt erscheinen. So kennen wir z. B. bei manchen berindeten Charen Varietäten, bei denen die Berindung nur durch Zellhöckerchen angedeutet ist oder bei denen der normale Achselspross sich nicht oder nur unbedeutend über die Oberfläche der Achsel des Tragblattes erhebt. Es lässt sich durch Vergleichen mit entwickelteren Formen zeigen, dass die Einfachheit dieser Varietäten nicht etwa dadurch zu Stande kommt, dass irgend ein Schritt in dem normalen Entwickelungsgange übersprungen wird; vielmehr handelt es sich bei den einfachen Formen nur um ein Stehenbleiben in einer niederen Entwickelungsphase, um ein Verharren in einem einfachen Stadium, welches die normalen Formen schnell durchlaufen, um zu höherer Complicirtheit fortzuschreiten. Es ist klar, dass derartige einfache Varietäten zum Studium der Gesetzmässigkeit des Aufbaues geeigneter sein müssten als die complicirteren Formen und ihre schnell veränderten Jugendstadien.

Digitized by Google

Sehr leicht gelang es mir, bei Nitella gracilis eine derartige einfache Form zu ziehen, indem ich eine grössere Menge von Sprossen in einem verhältnissmässig kleinen Glase mit nährstoffarmem Wasser wachsen liess. Nach einiger Zeit zeigten die fortwachsenden Sprosse makroskopisch sehr auffällige Veränderungen (vergl. Figur 29 *A* und *B*). Die Länge der Internodien, welche an den normalen Sprossen bis zu 15 mm und selbst noch darüber betrug, ging auf weniger als 1 mm zurück. Die Blätter, welche an der normalen Pflanze durchschnittlich 1 cm lang und mehrfach verzweigt waren (NB. in der Fig. 29*A* sind die Blätter an dem normalen Sprossabschnitt schon theilweise zerfallen), massen an den hinzugewachsenen Sprossabschnitten weniger als 1 mm und waren nach oben zur Sprossaxe herübergebogen und wenig verzweigt. An

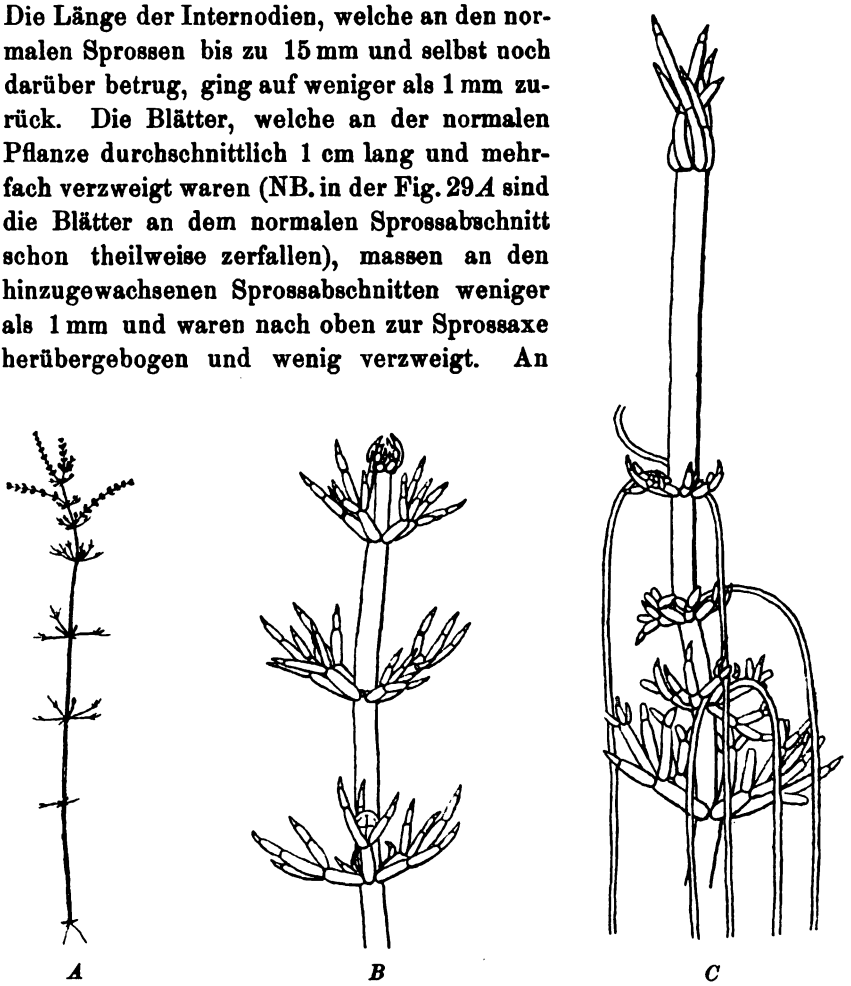


Fig. 29. Nitella gracilis. *A* ein durch Nahrungsmangel abnorm veränderter Spross in natürlicher Grösse. *B* Spitze eines derartigen verarmten Sprosses, 28/1. *C* Spitze eines verarmten Sprosses 10 Tage nach der Uebertragung in nährstoffreicheres Wasser, 28/1.

den älteren Sprosstheilen hatten die Blätter zahlreiche und ganz normale Geschlechtsorgane getragen. Die neu entstandenen Sprosstheile trugen

Digitized by Google

nur wenige abnorme Oogonien und Antheridien, auf deren Eigenthümlichkeiten ich in einem andern Zusammenhange zurückkommen werde. Die angeführten Veränderungen zeigten sich sowohl an den fortwachsenden Hauptsprossen als auch an den in den Achseln älterer Knoten entspringenden Seitensprossen. In den abnormen Blattwirteln kommen die Seitensprosse überhaupt nicht zur Entwickelung. Wir haben es hier offenbar mit einer Verarmungserscheinung zu thun, welche in Folge des Nahrungsmangels eintrat. Sobald ich derartige verarmte Sprosse in bessere Ernährungsbedingungen brachte, zeigte sich unverzüglich ein Rückschlag zur normalen Form. Ich habe in Figur 29 *C* die Spitze eines verarmten Sprosses gezeichnet, welcher nur erst 10 Tage in frisches Wasser übertragen war. Aus den Knoten entspringen zahlreiche Wurzelfäden und aus dem verarmten Abschnitt hat sich die Sprossspitze mit einem kräftigen Internodium emporgestreckt, über welchem ein erster Wirtel von grösseren Blättern schon den Uebergang zur normalen Sprossform erkennen lässt.

Die verarmten Sprossabschnitte konnten nach Anwendung von Essigsäure zur Entkalkung und nach der Aufhellung direct zur Beobachtung verwendet werden und liessen unschwer die Zusammensetzung auch der älteren Sprossknoten erkennen. Ich habe ausserdem zahlreiche derartige Sprossspitzen mit dem Mikrotom in Längs- oder Querschnitte zerlegt und so sicheren Aufschluss über alle fraglichen Punkte erlangt.

Verfolgen wir zunächst das Schicksal der stammeigenen Zellen eines Sprossknotens, also der beiden Zellen *cr* und *cl*, welche als Reststücke der Halbirungszellen nach Anlegung der peripherischen Zellen übrig bleiben, so zeigt sich, dass dieselben nur noch geringe Veränderungen erfahren. Infolge des Zuwachses in horizontaler Richtung, welchen der ganze Knoten schon früh im gleichen Schritt mit der Kräftigung der ihm benachbarten Internodien erfährt, vergrössert sich auch der Umfang der Zellen *cr* und *cl*, wodurch erneute Zelltheilungen im Innern derselben angeregt werden. Die auftretenden Theilungswände zerlegen, indem sie rechtwinkelig an die ursprünglichen Halbirungswände ansetzen, die flachen tafelförmigen Zellen in annähernd gleiche Stücke, so dass also zunächst statt der zwei centralen Zellen deren vier vorhanden sind; jede der Tochterzellen kann sich nun durch eine neue Wand, welche mit der ursprünglichen Halbirungswand gleichgerichtet ist und also auf der vorher entstandenen Theilungswand senkrecht steht, wiederum in zwei annähernd gleiche Zellen theilen. Indess unterbleibt diese weitere Theilung häufig in einer oder in mehreren

Digitized by Google

der Tochterzellen, ohne dass im übrigen die Beschaffenheit des Knotens dadurch eine wesentliche Veränderung erfährt. Die Figur 30 stellt vier aufeinanderfolgende Knoten eines Sprosses dar, an denen die Zertheilung der Centralzellen leicht erkennbar ist, in der Figur *A* sind die beiden Centralzellen noch ungetheilt, bei *B* sind dieselben zusammen in 7 Zellen zerlegt, während bei den älteren Knoten *C* und *D* nur 5 bezw. 6 Zellen aus den beiden ursprünglichen Zellen *c* hervorge-

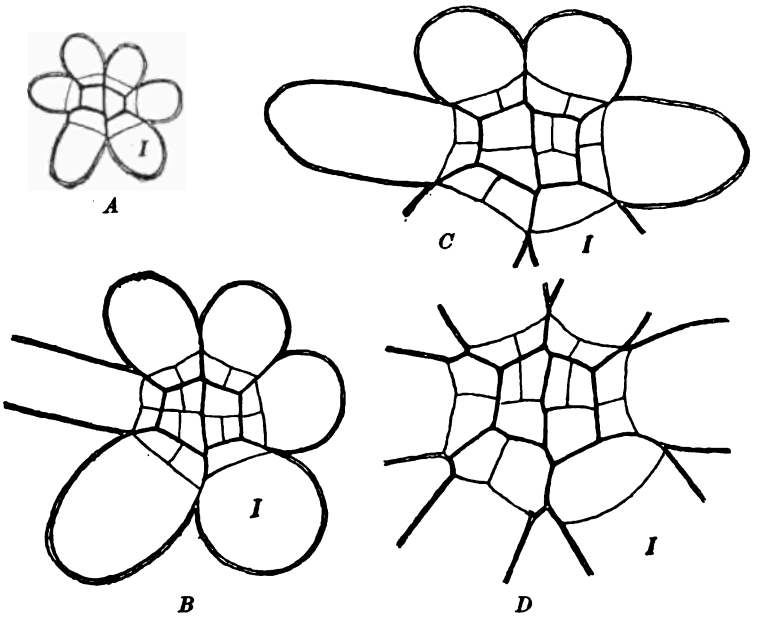


Fig. 30. Nitella gracilis. Querschnittbilder von vier aufeinanderfolgenden Sprossknoten eines Sprosses. 215/1.

gangen sind. Auch an älteren Knoten normal ausgebildeter Sprosse ist die Zahl der stammeigenen Zellen selten grösser als in den in Fig. 30 abgebildeten Beispielen.

Schwieriger zu verfolgen ist die Zertheilung der peripherischen Zellen, da hier die Zelltheilung nicht nur durch senkrechte, sondern daneben auch durch horizontale und schräg gerichtete Wände erfolgt und da ausserdem der Umfang dieser Zellen durch das Auswachsen der Aussenwände beträchtlich verändert wird. Ausserdem zeigt der Theilungsvorgang bei den einzelnen Zellen individuelle Verschiedenheiten, welche die Erkennung des Gesetzmässigen in der Erscheinung erschweren. Wir betrachten zunächst das Verhalten der Zelle u_1, d. h. derjenigen peripherischen Zelle, welche zuerst gebildet wurde und

Digitized by Google

welche bei der auf Seite 60 angegebenen Orientirung des Sprosses rechts vorne neben der Halbirungswand des Knotens gelegen ist.

Nachdem sich die Aussenwand dieser Zelle halbkugelig über den ursprünglichen Umfang der Knotenzelle emporgewölbt hat, tritt in derselben eine senkrechte, in Beziehung zu dem Umfang des Sprossknoten tangentiale Wand auf, welche ein calottenförmiges Stück vorne von der Hervorwölbung abschneidet. Diese Theilungswand setzt sich stets rings herum an die freie Aussenwand der hervorgewölbten Zelle u_1 an, so dass die abgetrennte calottenförmige Zelle, welche wir als zukünftige Vegetationsspitze des Blattes mit v' bezeichnen, weder mit den benachbarten Zellen u_2 und u_3, noch auch mit den über und unter dem Sprossknoten gelegenen Internodialzellen in directer Berührung steht. Der nach rückwärts gelegene Abschnitt der Zelle u_1 dagegen, wir wollen ihn als erstes Blattglied g' nennen, wird im Innern des Stammknotens von diesen vier Zellen und von den stammeigenen Zellen begrenzt und besitzt ausserdem noch nach aussen zu ein zonenförmiges Stück freier Oberfläche, welches nach oben zwischen dem nächst oberen Stamminternodium und der Zelle v' breiter ist als seitlich und unten, wo die Zelle v' den benachbarten peripherischen Knotenzellen u_2 und u_3 und dem nächst untern Stamminternodium ziemlich nahe gerückt ist. Wenn wir die Zelle u_1 als die Urscheitelzelle des Blattes I ansehen, so entspricht das Auftreten der ersten Wand, welches in Gestalt einer Gleichung lautet $u_1 = v' + g'$ dem Theilungsvorgang der Stammscheitelzelle, den wir oben durch die Formel $V = v + g$ ausgedrückt haben. In der That verhält sich die Zelle v' auch hier ähnlich wie die Scheitelzelle des Stammes, indem sie sich zunächst nach dem Gesetze $V = v + (k + i)$ weitertheilt, später freilich wird die Vegetationskraft des Scheitels schwächer, so dass nur noch Theilungen nach der Formel $V = v + g$ zustande kommen, und endlich verliert die Scheitelzelle überhaupt ihre Theilbarkeit und wächst zur Dauerzelle aus.

Gemäss dem für die Vegetationsspitze des Sprosses geltenden Theilungsgesetz $g = (k + i)$ sollten wir erwarten, dass in der aus der Zelle u_1 hervorgegangenen Zelle g' zunächst wieder eine Theilung stattfände, durch welche eine Knotenzelle und eine Internodialzelle gebildet würden. Dieser Theilungsvorgang unterbleibt aber in dem untersten Blattglied, vielmehr verhält sich die Zelle g' direct wie eine Knotenzelle, indem sie sich, wie wir sehen werden, in stammeigene und peripherische Zellen zertheilt. Bevor wir indes diesen Vorgang verfolgen, muss ich noch auf eine Formänderung aufmerk-

Digitized by Google

sam machen, welche die Zelle g' durch das Flächenwachsthum ihrer Wände im Zusammenhang mit der Ausdehnung der sie begrenzenden Zellen erfährt. Die Figur 31*A* stellt einen Längsschnitt durch eine Sprossspitze dar, an welcher die Zelle u_1 des zweiten Knotens bereits die erste oben beschriebene Theilung erfahren hat. Der Schnitt ist so geführt, dass er die aus der Zelle u_1 hervorgegangenen Zellen v' und g' senkrecht halbirt. Wir haben also und zwar an der linken Seite der Figur den Längsschnitt der Anlage des Blattes I vor uns. In Figur 31*B* ist der Längsschnitt eines älteren Knotens bei schwächerer Vergrösserung gezeichnet, in welchem alle entsprechenden Theile in gleicher Weise orientirt sind. Durch Vergleichung beider Figuren erkennen wir, dass das obere Ende des unterhalb des Knotens liegenden Internodiums, welches anfangs nur flach gewölbt ist, später, indem

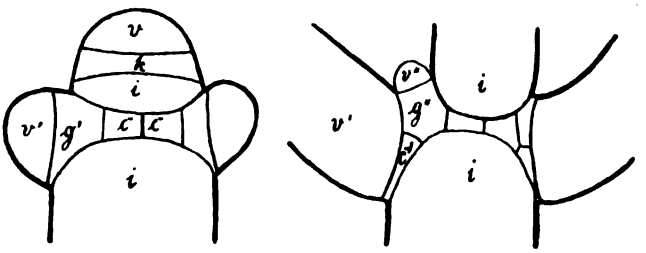


Fig. 31. Nitella gracilis. *A* medianer Längsschnitt einer Sprossspitze, 450/1. *B* medianer Längsschnitt eines älteren Knotens, 220/1. Beide Schnitte halbiren das Blatt I der getroffenen Knoten. *v* Scheitelzelle, *k* Knotenzelle, *i* Internodium des Hauptsprosses; *v'* Scheitelzelle, *g'* Gliederzelle, *c'* centrale Knotenzelle des Blattes; *v''* Scheitelzelle, *g''* Gliederzelle des Achselsprosses.

es sich streckt und an Umfang zunimmt, mehr kuppelförmig abgerundet wird. Dadurch wird der untere Rand der Ansatzstelle der Blattanlage herabgerückt, der flache Theil der Zelle g', welcher zwischen dem untern Internodium und der ersten Theilungswand von u_1 liegt, gewinnt an Umfang. In radialer Richtung von vorne gesehen erscheint die Blattanlage annähernd kreisförmig. Im Jugendzustande liegt der kreisförmige Umfang annähernd mitten vor der anstossenden Centralzelle des Sprossknotens, später erscheint derselbe nach unten auf das Internodium herabgerückt, so dass die anstossende Centralzelle bei tiefer Einstellung in der oberen Hälfte des Umkreises erscheint.

Das Gesetz, nach welchem die Zertheilung der oberen Blattknoten erfolgt, weicht von dem entsprechenden Gesetz der Stammtheilung dadurch nicht unwesentlich ab, dass die Halbirungswand, welche im

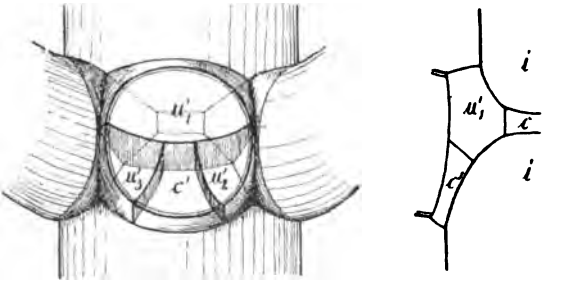
Digitized by Google

Stammknoten den Theilungsprocess einleitet, hier nicht auftritt. Vielmehr werden von der Knotenzelle direct die peripherischen Zellen abgeschnitten und zwar die erste derselben stets an der dem Spross zugewendeten Seite des Blattes. Die übrigen abwechselnd rechts und links neben der ersten, so dass auch hier die zuletzt gebildeten peripherischen Zellen der ersten gegenüber am Knotenumfang liegen. Sehr häufig schreitet die Ausbildung der peripherischen Zellen in den Blattknoten nicht ganz rings um das Blatt herum fort, so dass also der Kranz der peripherischen Zellen offen bleibt und das Reststück der ursprünglichen Knotenzelle auf der vom Spross abgewendeten Seite des Blattes noch bis an den Umfang des Knotens reicht. Wir können das Gesetz für die Zertheilung der oberen Blattknoten entsprechend der früher gewählten Bezeichnungsweise ausdrücken durch die Gleichung $k' = c' + u'_1 + u'_2 + \ldots u'_n$.

Dieses Gesetz gilt bei Nitella gracilis in seinem ganzen Umfange auch für die als erster Blattknoten anzusehende Zelle g' des Blattes I. Die erste Theilungswand verläuft nämlich in der von vorne kreisförmig erscheinenden Zelle schwach nach unten ausgebogen von links nach rechts und trennt dadurch eine obere Zelle u'_1 von dem Rest der Knotenzelle ab. Nach rückwärts verläuft diese Wand etwas schräg abwärts und setzt sich ganz an die Wand des untern Internodiums an, so dass also der Theil der Zelle g', welcher mit den Centralzellen des Stammknotens in Berührung steht, ganz zur Zelle u'_1 wird, während als Reststück des sich theilenden Blattknotens nur das untere flache Stück der Zelle g' übrig bleibt, welches in dem herabgerückten Blattgrunde zwischen der ersten Theilungswand des Blattes und der Oberfläche der Internodialzelle gelegen ist. Dieses Reststück theilt sich nach dem obigen Gesetz weiter, indem gewöhnlich sowohl links als auch rechts noch eine Zelle u'_2, u'_3 durch Wände abgeschnitten werden, welche von der Zelle u'_1 ausgehend, schwach bogenförmig zum Umfang des Blattknotens verlaufen. Bisweilen wird noch links oder rechts eine weitere Zelle u'_4 in ähnlicher Weise gebildet. Damit ist dann aber die Theilung des Knotens beendet. Der Ring der peripherischen Zellen schliesst sich nach unten nicht, die Restzelle c' reicht also nach unten bis an den Umfang des Knotens. Um den nunmehr erreichten Stand der Theilung des Basilarknotens durch naturgetreue Darstellung von Präparaten zu demonstriren, würde es nötig sein, ganze Serien von Längs- und Querschnitten zu zeichnen, durch deren Combination erst die Erkennung der räumlichen Verhältnisse dem Leser ermöglicht wäre; ich ziehe es desshalb

Digitized by Google

vor, hier durch eine schematisirte Figur die räumlichen Verhältnisse direct zur Anschauung zu bringen. Die Figur 32*A* stellt einen jungen Sprossknoten dar, welcher so orientirt ist, dass das zu untersuchende Segment u_1 oder vielmehr das aus demselben hervorgegangene Blatt I genau nach vorne zum Beschauer gerichtet ist. Die erste Theilungswand der Blattanlage, durch welche die Blattanlage in die Zellen v' und g' zerlegt wurde, fällt also in die Ebene der Zeichnung. Die durch diese Wand abgetrennte Blattspitze ist fortgeschnitten, so dass man die Zelle g' oder vielmehr die aus ihr hervorgegangene Zellscheibe direct vor sich hat. Der doppelt contourirte Kreis in der Mitte der Figur ist der Umriss der Stelle, an welcher die Blattspitze abgetrennt wurde. Man blickt durch den Kreis wie durch ein Fenster



A *B*

Fig. 32. Schema der Zelltheilung des Basalknotens des Blattes I an einem Sprossknoten von Nitella gracilis. *A* Vorderansicht, *B* Medianschnitt der Blattbasis. *i* Internodien, *c* Centralzelle des Hauptsprosses, *u'* peripherische Zellen, *c'* Centralzelle des basalen Blattknotens.

in den der Zelle g' entsprechenden Raum. In demselben sind drei schraffirte Wände gezeichnet. Die eine derselben, welche von links nach rechts verläuft, wurde zuerst gebildet und schnitt die Zelle u'_1 von dem Reststück ab. Im letzteren treten nacheinander die beiden weiteren schraffirt gezeichneten Wände auf, wodurch die Zellen u'_2 und u'_3 und als Rest der ursprünglichen Knotenzelle die Zelle c' gebildet werden. Die Zelle u'_1 nimmt den grössten Teil und zugleich den dicksten Teil der Knotenscheibe ein. In ihrem Grunde erkennt man die rechteckige Wand, an welcher sie mit einer der centralen Zellen des Stammknotens in Berührung steht. Das Tiefenverhältniss der einzelnen Zellen veranschaulicht die Figur 32*B*. Dieselbe stellt einen in Beziehung zur Hauptachse radialen Längsschnitt dar, welcher die Anlage des Blattes I median getroffen hat. *c* ist eine der centralen Zellen des Stammknoten, *i i* sind die benachbarten Stamm-

Digitized by Google

internodien. Von der Blattanlage ist nur die Basis gezeichnet. Die Zellen u'_1 und c' entsprechen den in der Figur 32*A* gleichbezeichneten Zellen.

Wir beschränken uns nun bei der Schilderung der weiteren Entwickelung zunächst wieder auf das erste Segment des Basalknotens des ersten Blattes auf die Zelle u', welche wir ihrem weiteren Verhalten nach als die Urscheitelzelle des normalen Achselsprosses anzusehen haben. Die nach oben gelegene Partie der schmalen bandförmigen Aussenwand dieser Zelle wölbt sich nämlich in dem Winkel zwischen Blatt und Hauptspross als halbkugeliges Höckerchen nach oben vor. Durch eine annähernd horizontale Querwand wird alsbald der scheitelartig vorragende Gipfel der Zelle abgetrennt. Wir haben hier offenbar zunächst wieder eine Theilung nach dem Gesetz $V = v + g$ vor uns und können dementsprechend die obere Zelle als v'', die untere als g'' bezeichnen, wie das auch in der Fig. 31 *B* auf Seite 68 geschehen ist.

An den abnormen Sprossen der Nitella gracilis blieb die Anlage des Achselsprosses häufig in diesem Stadium stehen, wie ja die Fig. 31 *B* zeigt, welche von einem ziemlich erwachsenen Knoten stammt und wie auch aus den Querschnittbildern von verschieden alten Sprossknoten in Fig. 30 auf Seite 66 hervorgeht. Ueberall ist dort an der Basis des Blattes I nur eine Zelle sichtbar, eben die Zelle g''.

Die Zelle v'' verhält sich, wenn sie überhaupt zu weiterer Entwickelung gelangt, genau so wie der Scheitel des Hauptsprosses. Ihr unbegrenzt sich wiederholender Theilungsprocess folgt stets dem Gesetz

$$\begin{aligned} V &= v + g \\ &= v + (k + i) \end{aligned}$$

und die Knotenzellen, welche bei diesem Theilungsprocess gebildet werden, wiederholen genau die Theilungsvorgänge in dem Knoten des Hauptsprosses nach dem Gesetze

$$\begin{aligned} k &= hr + hl \\ &= (cr + cl) + (u_1 + \ldots + u_{2n}) \end{aligned}$$

Was nun das Schicksal der Zelle g'' anbetrifft, so wird man nach der Analogie mit dem Hauptspross auch hier zunächst eine Theilung nach dem Gesetz $g = k + i$ erwarten, dieselbe unterbleibt aber hier ebenso wie in der untersten Gliederzelle g' des Blattes, so dass also die Zelle g'' direct zum basalen Knoten des Achselsprosses wird. Sie theilt sich dementsprechend durch eine Halbirungswand, welche in der Medianebene des Tragblattes liegt. Von den beiden Theil-

Digitized by Google

zellen, die nach der Analogie als $h''r$ und $h''l$ bezeichnet werden müssen, werden nun peripherische Zellen u'' abgetrennt und zwar in analoger Weise wie bei den Knoten des Hauptsprosses, so dass ein geschlossener Kranz von Zellen entsteht. Wir nummeriren diese Zellen von der zum Blatt gewendeten Seite der Halbirungswand anfangend abwechselnd rechts und links als u_1'' u_2'' u. s. f. und constatiren, dass auch hier das Theilungsgesetz der Hauptsprossknoten auf's Genaueste die Zelltheilung beherrscht. Die Zellen u'' sind nach der Analogie als Urzellen seitlicher Organe anzusehen und der Entwickelungsgang, den sie unter gewissen äusseren Bedingungen einschlagen, beweist direct, dass ihnen die Natur von Vegetationspunkten eigen ist. Normaler Weise indessen verharren die Zellen in dem Basalknoten in der Vegetationsperiode, in welcher sie gebildet wurden, in einem Ruhestadium.

Wir unterbrechen desshalb hier zunächst die Schilderung des Entwickelungsganges und wenden uns für einen Augenblick den Schwesterzellen des bisher betrachteten Segmentes u'_1 im Basalknoten des Blattes I zu. Im Allgemeinen stehen die Zellen u'_2, u'_3 in der Entwickelungsfähigkeit weit hinter u'_1 zurück. Nur in seltenen Ausnahmefällen können sie einem Sprossvegetationspunkte den Ursprung geben. Ich habe diesen Fall an meinem Untersuchungsmaterial nur ein einziges Mal beobachtet. Die Entwickelung ist dann der Entwickelung des Segmentes u'_1 im Allgemeinen ähnlich. Der halbkugelig vorgewölbte freie Gipfel der Zelle wird als Scheitelzelle durch eine Querwand abgetrennt. Der im Blattknoten steckende Theil der ursprünglichen Zelle wird zum Basalknoten des so angelegten Sprosses, und theilt sich zunächst durch eine Halbirungswand. In der Mehrzahl der Fälle unterbleibt bei den Zellen u'_2, u'_3 die Abschneidung einer Sprossscheitelzelle. Die Zelle wird vielmehr direct zur Knotenzelle, welche sich entweder nach dem Auftreten einer Halbirungswand oder direct durch Abtrennung vereinzelter peripherischer Zellen weitertheilt. In vielen Fällen bleiben diese Zellen überhaupt ungetheilt und unverändert im Blattknoten erhalten.

Alle Knotenzellen, deren Entwickelung wir bisher geschildert haben, waren aus dem einen Segment u_1 des Hauptsprossknotens hervorgegangen. Wir haben nun noch die Aufgabe, auch den Entwickelungsgang der übrigen Blatturzellen u_2, u_3 u. s. w. im Hauptsprossknoten kennen zu lernen.

Gewöhnlich ist die Gesammtzahl der Blatturzellen in den Sprossknoten von Nitella gracilis sechs und auch an den verarmten Sprossen

Digitized by Google

in meinen Culturen blieb diese Zahl durchweg erhalten. In den Zellen u_2 bis u_6 wird nun ebenso wie bei u_1, nachdem sich die Aussenwand papillenförmig hervorgewölbt hat, durch eine senkrechte Wand die Blattspitze v' von dem basalen Glied g' abgetrennt. Die Weiterentwickelung der ersteren erfolgt in derselben Weise, welche für die entsprechende Zelle v' des Segmentes u_1 auf Seite 67 geschildert worden ist. Hier wie dort wird ferner die Zelle g' direct zur Knotenzelle, von welcher, wie in allen Blattknoten, direct peripherische Zellen u' abgetrennt werden, ohne dass eine Zweitheilung des Knotens durch eine Halbirungswand voraufgeht. Die zuerst abgetrennte peripherische Zelle u'_1 liegt auch hier stets nach oben. An dieselbe schliessen sich seitlich rechts und links eine oder mehrere peripherische Zellen in bekannter Weise an. Der Kranz der peripherischen Zellen wird aber nicht geschlossen, so dass das Reststück der ursprünglichen Knotenzelle wie in dem Basalknoten des Blattes I nach unten bis an den Umfang des Knotens reicht.

Besteht also in den ersten Theilungsschritten der Blatturzellen und in der Weiterentwickelung der Vegetationsspitze v' zwischen Blatt I und den übrigen Blattanlagen volle Uebereinstimmung, so zeigt sich dagegen in dem weiteren Verhalten des Abschnittes u'_1 in den Basalknoten der letzteren ein wesentlicher Unterschied, indem die Ausbildung einer Sprossscheitelzelle aus diesem Segmente unterbleibt. Die Zelle u'_1 theilt sich vielmehr in der Regel in allen übrigen Blattbasen direct durch eine mediane Halbirungswand. Von den dadurch gebildeten Zellen h'' werden bisweilen einzelne Zellen abgetrennt, und zwar ist bei dieser Theilung in den Blattbasen, welche dem Blatt I, benachbart sind, gewöhnlich diejenige Halbirungszelle bevorzugt, welche von Blatt I abgewendet liegt.

Die von den Halbirungszellen abgetrennten Zellen sind als peripherische Knotenzellen u'' anzusehen und können dementsprechend unter bestimmten Umständen weitere Entwickelung erfahren. Gelegentlich, wenn auch selten, werden wohl auch von den übrigen Zellen u' eines Basalknotens entweder nach dem Auftreten einer Halbirungswand oder direct noch einzelne peripherische Zellen abgeschnitten, welche dann nach Lage der Verhältnisse gleichfalls weiteren Wachsthums fähig sind.

Da die Weiterentwickelung der Vegetationspunkte im Knoten nicht immer und nur unter bestimmten äusseren Bedingungen vor sich geht, so kann man das Stadium, welches die Ausbildung des Knotens und seiner Abkömmmlinge in dem bisher geschilderten Entwickelungsgange erreichte, als den normalen Zustand des Vegetationsapparates

Digitized by Google

bezeichnen, welcher im natürlichen Verlauf der Dinge eine gewisse Stabilität besitzt.

Ich halte es für nöthig, dieses Stadium als den Ausgang für die beabsichtigte Untersuchung über die Entstehung der adventiven Gebilde am Sprosskoten dem Leser in einigen nach der Natur gezeichneten Abbildungon vor Augen zu führen.

In Figur 33 sind die Blasalknoten der sechs Blätter eines Sprossknotens in ihrer bezüglichen Lage nebeneinander gezeichnet, etwa so, als ob der Umfang des Sprossknotens zwischen Blatt V und VI durchgetrennt und bandförmig abgerollt wäre. Selbstverständlich lässt sich diese Manipulation nicht in Wirklichkeit ausführen, weil die Zellen des Knotenumfanges unter einander und durch Vermittelung der stammeigenen Knotenzellen zu einem festen Complex verbunden sind. Die

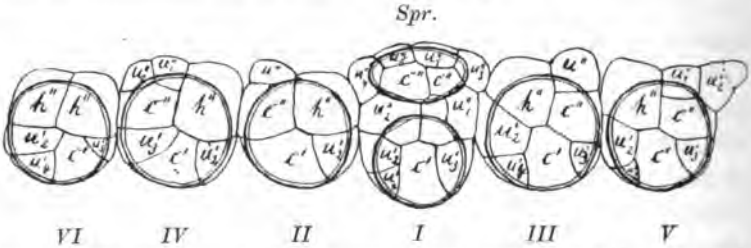


Fig. 33. Nitella gracilis. *I—VI* die sechs Basalknoten der Blätter eines Sprosskotens. *Spr.* Basalknoten des Achselsprosses. Die Erklärung der Bezeichnungen der einzelnen Zellen ist im Text gegeben.

Figur wurde vielmehr in anderer Weise hergestellt. Von einem Sprossknoten wurden sämmtliche Blätter fortpräparirt, was verhältnissmässig leicht gelingt, wenn man vorher Eau de Javelle einwirken lässt. Der entblösste Sprossabschnitt liess sich in dem mit etwas Glycerin versetzten Wassertropfen des Präparates durch Verschiebung des Deckglases leicht drehen, so dass nach einander die einzelnen Blattbasen gezeichnet werden konnten, und endlich wurden die einzelnen Zeichnungen in der natürlichen Reihenfolge aneinandergefügt. Der Basalknoten des Blattes VI zeigt die einfachste Zertheilung. Nach oben zu liegen in demselben zwei Zellen h'', welche durch das Auftreten einer Halbirungswand aus der ersten peripherischen Zelle u'_1 dieses Knotens hervorgegangen sind. Nach unten zu schliessen sich links und rechts an dieses Zellenpaar die peripherischen Zellen u'_2 und u'_3 des Blattknotens an und neben der ersteren ist noch eine weitere peripherische Zelle u'_4 entstanden. Vielleicht auch sind die als u'_2 und u'_4 bezeichneten Zellen die Halbirungszellen einer Zelle u'_2, das lässt sich im

Digitized by Google

fertigen Zustande nicht sicher entscheiden. Das Reststück der primären Knotenzelle ist die mit c' bezeichnete, unten bis an den Umfang der Knotenzelle reichende Zelle. Sehr ähnlich ist der Basalknoten des Blattes III beschaffen, nur hat sich dort die eine der aus dem Segment u'_1 hervorgegangenen Halbirungszellen schon weiter getheilt, so dass eine peripherische Zelle u'' und eine Restzelle c'' resultirten. Auch bei Blatt II ist die eine Halbirungszelle des Segmentes u_1 in gleicher Weise zerlegt. Im übrigen aber ist die Zertheilung des Knotens hier nur gering, indem ausser den aus dem Segment u'_1 hervorgegangenen Zellen nur noch eine einzige peripherische Zelle u'_2 vorhanden und das Reststück der Knotenzelle c' verhältnissmässig gross geblieben ist. In den Blattbasen IV und V, die im übrigen nichts Abweichendes zeigen, sind von der einen Halbirungszelle des ersten Segmentes je zwei peripherische Zellen u'' abgeschnitten worden, von denen die eine bei Blatt V schon weiter getheilt ist. In dem Basalknoten des Blattes I sind wie bei den meisten übrigen im Ganzen vier Zellen u' abgeschnitten worden, von denen die drei letzten unverändert neben dem Reststück c' liegen. Aus der ersten aber ist der ganze Achselspross hervorgegangen, in dessen Basalknoten zwei centrale Reststücke c'' und ein Kranz von peripherischen Zellen u'' zu erkennen sind.

Durch Vermittelung der Bezeichnung der Zellen in Figur 33 wird es leicht sein, die Figuren 34 *A*, *B* und *C* zu verstehen, welche einen andern Sprossknoten in ungefähr gleichem Ausbildungsstadium in drei verschiedenen Ansichten darstellen. Auch bei dem in dieser Figur gezeichneten Sprossknoten waren die Blätter fortpräparirt, das untere Internodium des Achselsprosses dagegen war erhalten geblieben, bei *B* ist es der Deutlichkeit wegen fortgelassen. Die Figur 34 *B* gewährt besonders deutlichen Einblick in den aus dem Segment u'_1 des Blattes I hervorgegangenen Basalknoten des Seitensprosses, was darauf beruht, dass hier die obere Internodialzelle des Hauptsprosses sich unten abnorm verbreitert hat, so dass der sonst meist schräg aufwärts gerichtete Seitenspross zur Seite gedrängt ist und sein Basalknoten in der Seitenansicht des Hauptsprosses direct von oben gesehen wird. Das Blatt I ist dadurch ein wenig mehr als gewöhnlich nach abwärts gedrängt worden.

Wir haben nunmehr für Nitella gracilis die Aufgabe erledigt, deren Lösung in der Einleitung als unerlässliche Vorbedingung für das Studium des Ursprungs der Adventivgebilde bezeichnet wurde. Wir haben jede einzelne Zelle des Knotens auf ihren Ursprung und

Digitized by Google

morphologischen Werth zurückgeführt und die eingeführte Bezeichnungsweise gestattet uns, den Werth und die Lage jeder Zelle eines Knotens in dem betreffenden Entwickelungsstadium durch ein kurzes Zeichen auszudrücken.

Ich möchte nun, bevor ich die Darstellung der Entwickelung des Knotens weiterführe, an der Hand der Figuren 33 und 34 noch einmal auf die bereits kurz erwähnte Correlation zwischen den Blattbasen aufmerksam machen. Die Zertheilung des Basalknoten jedes Blattes schreitet in der Regel an der Seite am frühesten und am weitesten fort, welche dem Blatt I zugewendet ist. So liegt im Blatt II Figur 33 die einzige, ausser dem bereits halbirten ersten Segment gebildete peripherische Zelle u'_2 an der rechten Seite; bei den Blättern

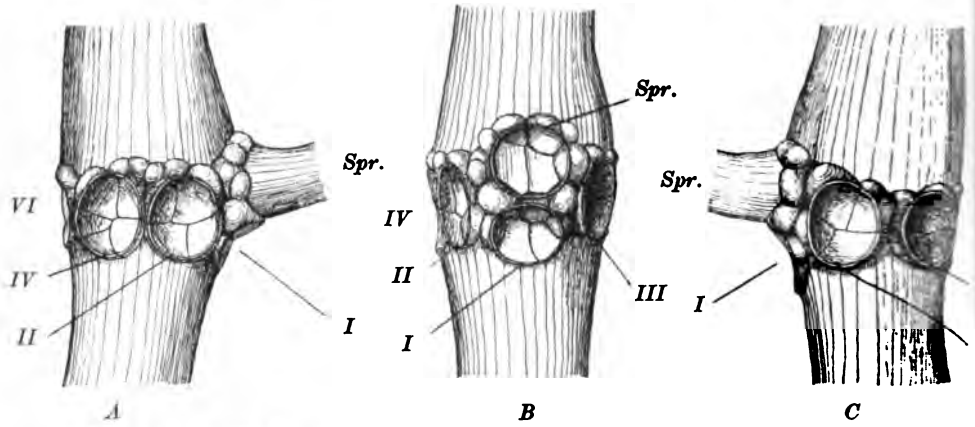


Fig. 34. Nitella gracilis. Ein älterer Sprossknoten; *A* von links, *B* von vorne, *C* von rechts gesehen. Die Blätter sind bis auf den Basalknoten fortpräparirt. *I—VI* die Basalknoten der entsprechenden Blätter. *Spr.* der Achselspross. 80/1.

III und V in Figur 33 sind auf der linken Seite je zwei weitere peripherische Zellen u'_2 und u'_4 gebildet worden, während an der rechten vom Blatt I abgewendeten Seite nur je eine Zelle u'_3 entstand. Die Basis des Blattes IV lässt den Einfluss der Lage nur undeutlich erkennen, Blatt VI, welches dem Blatt I annähernd gegenüber am Sprossumfange liegt, verhält sich ebenso wie die Blätter III und V. Entgegen diesem Verhalten des Basalknotens der Blätter, zeigt von den beiden Halbirungszellen h'' des ersten Segmentes u'_1 gewöhnlich diejenige am frühesten die weitgehendste Zertheilung, welche von dem Blatt I abgewendet liegt. In dem in Figur 33 dargestellten Falle ist diese Regel ausnahmslos bestätigt. In Figur 34*A* zeigt nur das

Digitized by Google

Blatt IV ein abweichendes Verhalten, indem von den Theilzellen des ersten Segmentes die linke ungetheilt ist, während die rechte zum Blatt I hingewendet bereits zwei peripherische Zellen aufweist.

Die accessorischen Gebilde, welche am Sprossknoten von Nitella gracilis neben dem normalen Achselspross auftreten können, sind weitere Seitensprosse und Haarwurzeln. Zweigvorkeime habe ich bei dieser Art nicht auftreten sehen. Ganz allgemein fand ich an normal entwickelten Knoten oft schon in einem verhältnissmässig frühen Entwicklungsstadium eine weitere Sprossanlage neben dem Achselspross des Blattes I vor. Dieselbe nahm, wie unschwer festgestellt werden konnte, ihren Ursprung aus dem Basalknoten des normalen Achselsprosses, in welchem ja, wie wir gesehen haben, ein Kranz von peripherischen Zellen u'' angelegt wird. Nach der Analogie dürfte man erwarten, dass eine der neben der Halbirungswand gelegenen Zellen u'' als erstes Segment das zur Weiterentwickelung meist geeignete sei und in der That habe ich wenigstens in einem sicher beobachteten Fall den accessorischen Spross aus der der Zelle u''_1 in Figur 33 entsprechenden Zelle der Achselsprossbasis hervorgehen sehen. Gewöhnlich aber ist eine der seitlich gelegenen Zellen u''_3 oder u''_4, und zwar am häufigsten die letztere, die meist begünstigte. Es schien mir dies damit im Zusammenhang zu stehen, dass diese Zellen die grössere freie Oberfläche besitzen, und dass sie auch entsprechend der Form der ursprünglichen Knotenzelle u'_1 und ihrer Halbirungszellen mit der grösseren Fläche mit der Zelle c'', von welcher aus die Ernährung der Anlage erfolgt, in Berührung stehen. Am häufigsten steht also der accessorische Spross links von dem normalen Achselspross. Er entwickelt sich aus der Zelle u''_4 oder aus einer Schwesterzelle derselben, genau in derselben Weise, wie der normale Achselspross aus dem Segment u'_1 des Blattknotens I hervorgeht. Nachdem die papillenförmige Vorwölbung der Zelle durch eine horizontale Wand als Vegetationspunkt v''' abgetrennt worden ist, zertheilt sich das untere Stück als Basilarknoten in centrale und peripherische Zellen. Die Vegetationsspitze v''' folgt fortan dem Theilungsgesetz der Hauptsprossachse. Durch das Wachsthum der Zellen im Basalknoten des accessorischen Sprosses wird gewöhnlich die Basis des normalen Achselsprosses nach rechts hinüber geschoben, so dass am erwachsenen Knoten der normale Seitenspross von oben gesehen nicht genau in der Mediane des Tragblattes erscheint. Dieser Fall ist in der übrigens wohl leicht verständlichen Figur 35 dargestellt. Wo der accessorische Spross rechts vom Achselspross steht, findet natürlich die entsprechende

Digitized by Google

Verschiebung nach der entgegengesetzten Seite statt, so dass die Angabe M. Braun's, nach welcher der Achselspross bei den Nitellen stets zum Blatt III hin verschoben sein müsste, für Nitella gracilis nur bedingungsweise richtig ist.

An üppig entwickelten Sprossknoten fand ich in einzelnen Fällen neben dem soeben beschriebenen accessorischen Spross einen zweiten, der gleichfalls aus einer peripherischen Zelle *u''* der Basis des normalen Achselsprosses entsprang. Die nicht zum accessorischen Spross auswachsenden peripherischen Zellen im Basalknoten des normalen Achselsprosses theilen sich, wenn überhaupt eine Weiterentwickelung stattfindet, in einfacher Weise, indem von ihnen wiederum peripherische

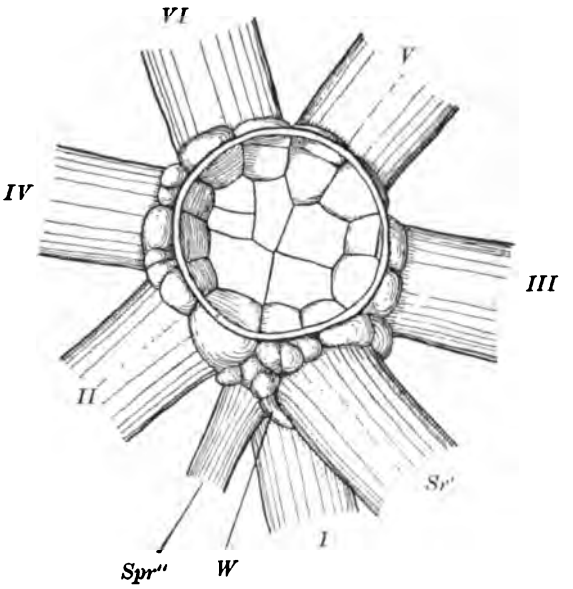


Fig. 35. Nitella gracilis. Aelterer Sprossknoten von oben gesehen. *I—VI* die Blätter des Quirls. *Spr'* der normale Achselspross. *Spr''* ein accessorischer Spross aus dem Basalknoten des normalen Achselsprosses. *W* Haarwurzel. 85/1.

Zellen abgeschnitten werden. Gegenüber der meist begünstigten Schwesterzelle, welche den accessorischen Spross liefert, ist ihr Verhalten charakterisirt durch die Unterdrückung der horizontalen Wand, durch welche bei jener der Vegetationsscheitel abgeschnitten wird. Die Zellen werden direct zu Knotenzellen, welche in eine unregelmässige Zahl kleiner peripherischer Zellen und in ein Reststück zerfallen.

Digitized by Google

Wir haben hier die nämliche Verschiedenheit wie bei den peripherischen Zellen des Basalknotens des ersten Blattes. Auch dort hat nur die eine Zelle u'_1 die Fähigkeit, einen Sprossvegetationspunkt zu erzeugen. Die übrigen u'_2, u'_3 . . . bleiben entweder überhaupt ungetheilt und ohne weitere Entwickelung oder es werden von ihnen direct kleinere peripherische Zellen abgetrennt. Eine Zwischenstufe gewissermaassen zwischen den beiden Fällen, welche durch die Zelle u'_1 und ihre Schwesterzellen im ersten Basalknoten repräsentirt werden, bieten die Zellen u'_1 der übrigen Blattbasen dar. Ihnen fehlt wenigstens normaler Weise gleichfalls schon die Fähigkeit, einen Sprossvegetationspunkt durch eine horizontale Wand abzuschneiden, aber es wird in ihnen bevor die Abtrennung von peripherischen Zellen höherer Ordnung erfolgt, zunächst noch wie in den Sprossknoten eine Halbirungswand gebildet.

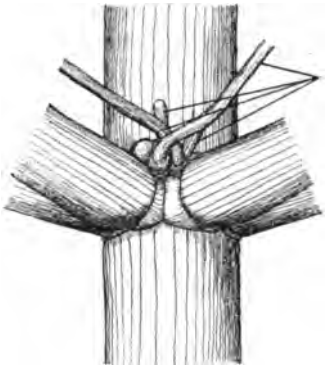


Fig. 36. Nitella gracilis. Sprossknoten von der Rückseite gesehen. Aus dem Basalknoten zweier benachbarter Blätter haben sich vier Wurzelfäden *W* entwickelt.

Ich habe noch einer Gruppe von Zellen zu gedenken, welche noch peripherische Zellen höherer Ordnung liefern kann, nämlich die peripherischen Zellen in dem Basalknoten des accessorischen Sprosses; auch sie theilen sich, wenn überhaupt, meist ohne Ausbildung einer Sprossscheitelzelle und ohne Auftreten einer Halbirungswand, indem eine oder einige peripherische Zellen von dem Reststück abgetrennt werden, bisweilen wird indessen aus einer peripherischen Zelle des Basalknotens des ersten accessorischen Sprosses ein accessorischer Spross höherer Ordnung gebildet.

Alle die zahlreichen peripherischen Zellen höherer Ordnungen nun, die wir aus den nicht zu Sprossscheiteln werdenden peripherischen Zellen hervorgehen sahen, können zu Wurzelfäden auswachsen. Bevorzugt sind dabei in der Regel diejenigen, welche in der Nachbarschaft der sich entwickelnden Vegetationspunkte befinden, so entspringt z. B. in der Figur 35 die einzige bisher gebildete Haarwurzel *W* aus der Basis des accesorischen Sprosses. In der Figur 36 dagegen sehen wir auf der vom Achselspross abgewendeten Seite des Hauptsprossknotens aus der Basis zweier Blätter und zwar aus den Zellen u''

Digitized by Google

der einen Halbirungszelle der ersten Segmente u'_1 vier Wurzelhaare hervorgehen. Die ausgesprochene Förderung der Oberseite des Basalknotens der Blätter bringt es mit sich, dass alle entwickelungsfähigen Zellen an dieser Seite liegen und so sehen wir denn auch alle Haarwurzeln, wie gross die Zahl derselben auch sein mag, stets aus dem Innern des Blattwirtels hervorkommen, den Fall, dass eine der Restzellen c'; c'' u. s. f., auch wenn sie mit breiter Aussenfläche versehen ist, zu einer Haarwurzel oder zu einem anderen seitlichen Organ ausgewachsen wäre, habe ich niemals beobachtet. Es scheint also auch unter den Zellen des Sprossknotens die Entwickelungsfähigkeit unter den morphologisch verschiedenwerthigen Zellen mit derselben ausnahmslosen Gesetzmässigkeit vertheilt zu sein, wie in den aus der Scheitelzelle hervorgegangenen Gliedern des Hauptsprosses. Wenn das junge Stengelglied g einmal in eine Knotenzelle k und eine Internodialzelle i getheilt worden ist, so ist alle Möglichkeit zu weiterer Entwickelung auf die erstere der Tochterzellen beschränkt, eine Internodialzelle kann unter keinen Umständen zur Bildung neuer Vegetationspunkte gebracht werden. Ebenso wenn im Sprossknoten von irgend einer Zelle u', u'' . . . peripherische Zellen einer höheren Ordnung abgeschnitten worden sind, so können nur die letzteren, niemals das Reststück c', c''. . . der Ausgangspunkt weiterer Entwickelung sein.

Es schien mir wichtig, noch in einer andern Beziehung die Gesetzmässigkeit in dem Zusammenhang zwischen dem morphologischen Werth und der Entwickelungsfähigkeit der Zellen des Sprossknotens zu prüfen. Wie unsere Untersuchung lehrte, entstehen neue Sprosse an dem Knoten, indem eine Zelle u', u'' . . . nach dem Gesetz $V = v + g$ sich theilt, d. h. indem von einer solchen Zelle ein Vegetationsscheitel abgeschnitten wird. Ist an einer solchen Zelle dieser Theilungsvorgang einmal übersprungen worden, so unterbleibt er auch bei den nächsten Theilungen ihrer Abkömmlinge, die Theilungen werden je höher desto mehr vereinfacht und die peripherischen Zellen höchster Ordnung, die durch diesen Vorgang gebildet wurden, können nur Haarwurzeln erzeugen. Es schien mir nicht unmöglich zu sein, dass diese allmähliche Schwächung des Theilungsprocesses in den minder begünstigten Zellen mit der Entwickelung der meistbegünstigten in Zusammenhang stehe. Ich nahm an, dass die Theilungs- und Entwickelungsvorgänge in den übrigen Knotenzellen nur desshalb zurückgehalten und vereinfacht wurden, weil die angelegten Sprossvegetationspunkte den Zustrom der Nährstoffe an sich rissen, dass aber nach Beseitigung dieser meistbegünstigten Concurrenten auch andere Zellen im Knoten derart

Digitized by Google

zu erstarken vermöchten, dass bei ihnen der Theilungsprocess mit der Abschneidung einer Sprossscheitelzelle beginnen könnte. Die Experimente, welche ich zur Aufklärung dieser Frage unternahm, haben ein negatives Resultat ergeben. Um dem Leser in meine Versuchsanstellung Einblick zu gewähren, will ich einen realen Fall nach den in den Jahren 1894/95 gemachten Zeichnungen und Notizen hier mittheilen.

Am 23. November 1894 wurde aus einem Spross ein älterer Knoten mit sechs normal entwickelten, ziemlich wagerecht abstehenden Blättern und einem die halbe Blattlänge noch nicht erreichenden Achselspross herausgeschnitten und so in einen Wassertropfen gelegt, dass die Blätter des Quirls strahlenförmig um den von der Oberseite sichtbaren Sprossknoten ausgebreitet waren. Das Präparat wurde nach Auflegen eines grossen Deckglases in der früher geschilderten Weise mit Vaselin umschlossen. Die genauere Untersuchung des fertigen Präparates ergab, dass ausser einigen abgestorbenen und bereits entfärbten Spitzenzellen der Blätter und Blättchen alle Zellen normal waren. Die Internodien sowohl der Blätter als des Achselsprosses zeigten rege Protoplasmaströmung. Die Zellen des Knotens waren zum grössten Theil mit Reservestärke erfüllt. An der Basis des Achselsprosses war die Anlage eines Adventivsprosses eben wahrnehmbar. Bei der Untersuchung am 18. December, also nach 25 Tagen, ergab sich, dass der Achselspross bedeutend bis über die Länge des Tragblattes herangewachsen war. Aus der Basis des Sprosses und der Blätter entsprangen zahlreiche Haarwurzeln, welche, da sie am Abwärtswachsthum verhindert waren, unregelmässig nach allen Seiten sich ausbreiteten. Im Uebrigen hatte sich das Präparat gut erhalten. Die Protoplasmaströmung war kräftig und der Stärkevorrath in den Knotenzellen schien unverändert. Es wurde nun an dem Beobachtungstage das Deckglas abgehoben und der Achselspross in seinem untersten Internodium durchschnitten, so dass also mit Ausnahme des Basalknotens alle bisher von ihm angelegten Knoten sammt der Vegetationsspitze fortfielen. Nachdem das Deckglas zurückgebracht und umschlossen war, wurde das Präparat in seinem gegenwärtigen Zustande mit der Camera gezeichnet und zugleich constatirt, dass dasselbe bei der Operation ausser der beabsichtigten keinerlei wesentliche Verletzung erlitten hatte. Nur einige der sehr zahlreichen Haarwurzeln waren bei der durch das Abschneiden der Sprossspitze verursachten Verschiebung des Präparates eingeknickt worden und hatten die Plasmaströmung eingestellt. Sie gingen in der Folge bald zu Grunde, während neben ihnen neue Wurzelspitzen aus dem Knoten hervortraten. Die deut-

Digitized by Google

liche Folge der Operation an dem Sprossknoten war, dass die Anlage des Adventivsprosses, welche während der ganzen Beobachtungszeit in Ruhe verharrt hatte, anfing zu wachsen. Als das unterste Internodium desselben etwa halbe Blattlänge erreicht hatte, was am 22. Januar 1895, also nach 35 Tagen, der Fall war, wurde auf's Neue zur Operation geschritten und auch dem Adventivspross die Vegetationsspitze mit allen bisher angelegten Knoten genommen. Damit waren alle Sprossvegetationspunkte, welche ursprünglich an dem zum Experiment verwendeten Hauptsprossknoten angelegt waren, entfernt. In den Zellen des Knotens und der Blätter waren bis jetzt keine abnormen Veränderungen wahrzunehmen. Die Protoplasmaströmung schien unverändert und die Knotenzellen enthielten noch Mengen von Stärkekörnern. Trotzdem zeigte der Knoten auch nach vier Wochen keinerlei weitere Entwickelung. Die Zellen starben nach und nach ab, ohne dass es zur Anlage eines neuen Sprossvegetationspunktes gekommen wäre. Parallelversuche verliefen, wenn nicht störende Zwischenfälle, wie das Ueberwuchern kleinerer Algen oder Pilzinfection das Experiment vor Abschluss unterbrachen, in ähnlicher Weise. Es scheint also, als ob in der That bei Nitella gracilis die Regenerationsfähigkeit der Sprossknoten beschränkt ist auf den Achselspross und die an der Basis desselben allenfalls in Ein- oder Mehrzahl auftretenden accessorischen Sprosse. Alle jene Vegetationspunkte aber, bei denen einmal der Entwickelungsschnitt $u = v + g$ übersprungen ist, bei denen also die Ausbildung eines Sprossvegetationspunktes vor Beginn der Knotentheilung nicht stattgefunden hat, können wohl zu Haarwurzeln auswachsen, nicht aber der Ausgangspunkt einer neuen Sprossbildung werden. Bei andern Nitellen und bei den Charen ist das, wie wir sehen werden, anders. Dort bilden die sogenannten Zweigvorkeime ein Mittel, um die reduzirte Theilfähigkeit der Vegetationspunkte höherer Ordnungen zu kräftigen und auf das ursprüngliche Maass zurückzuführen.

Digitized by Google

II. Nitella syncarpa.

Ueber die Entwickelungsgeschichte der Sprossknoten bei Nitella syncarpa ist ausser den bei allen Characeen auftretenden ersten Theilungsschritten nichts bekannt und die Angaben der Litteratur über den Bau der ausgewachsenen Knoten sind dermaassen unbestimmt, dass sich nicht einmal sicher aus ihnen entnehmen lässt, wie viele Blätter der Regel nach im Quirl auftreten, ob normal ein oder mehrere Seitensprosse vorhanden sind und wo die Seitensprosse entspringen. Migula gibt darüber an, dass neben den sechs regelmässigen Blättern noch mehrere accessorische Blätter auftreten können, dass die Zahl der Seitenzweige zwischen eins und sechs schwankt und fährt fort:

„Der Entwickelungsgeschichte nach müssten die normalen Zweige regelmässig aus den Achseln der beiden ältesten Blätter, und die accessorischen Blätter, wo sie vorhanden sind, aus den Achseln der nächstfolgenden entspringen; dies ist aber nicht immer der Fall. Es scheinen vielmehr hier keine bestimmten Regeln zu herrschen."

Entgegen diesen Angaben, welche dem bisherigen Stande unseres Wissens enstprechen, fand ich bei dem von mir untersuchten Material von Nitella syncarpa, welches von verschiedenen Standorten aus der Umgebung Münchens stammte, in jedem Quirl normaler Weise acht Blätter und zwei Seitensprosse und die Entwickelungsgeschichte zeigte mir, dass die normalen Seitensprosse ebensowenig jemals in der Achsel eines der

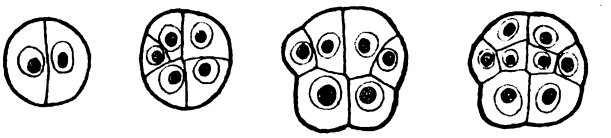


Fig. 37. Nitella syncarpa. *A—D* Querschnittbilder junger Sprossknoten in aufeinanderfolgenden Theilungsstadien. 230/1.

beiden ältesten Blätter sich entwickeln, als aus der Achsel der nächstjüngeren Blätter accessorische Blattgebilde hervorsprossen können.

In Fig. 37 sind vier junge Sprossknoten von Nitella syncarpa nach Mikrotomschnitten gezeichnet. Die Theilungen verlaufen genau nach dem Gesetze $k = hr + hl$

$$= (cr + cl) + (u_1 + \ldots + u_6)$$

Digitized by Google

Die Fig. *D* zeigt zwei centrale und sechs peripherische Zellen. Nur insofern kann ein Unterschied gegenüber Nitella gracilis constatirt werden als die Zellen u_1 und u_2 bei ihrer Anlage unverhältnissmässig gross sind, sie nehmen fast die Hälfte der Halbirungszelle ein. Ihre weitere Entwickelung weicht denn auch dementsprechend sehr wesentlich von der Entwickelung der übrigen peripherischen Zellen ab. Betrachten wir zunächst das Verhalten der beiden centralen Zellen, so ergibt sich, dass dieselben bei dem Wachsthum der angrenzenden Internodien und der sie umgebenden Zellen ganz beträchtlich an Umfang zunehmen. In ausgewachsenen Knoten ist die Flächenausdehnung dieser beiden Zellen oft 50 Mal so gross als in dem in Fig. 37 gezeichneten Stadium. Trotzdem tritt bisweilen, besonders in den unteren Knoten eines Sprosses, keine weitere Zelltheilung ein. In der Regel aber theilen sich diese stammeigenen Zellen nach voraufgegangener Karyokinese durch Wände, welche sich annähernd senkrecht an die Halbirungswand des Knotens resp. an die voraufgehende Theilungswand ansetzen, so dass im erwachsenen Knoten 3—8 stammeigene Zellen vorhanden sind.

Von den peripherischen Zellen des Knotens verhalten sich die vier zuletzt gebildeten u_3 bis u_6 ziemlich übereinstimmend unter einander und mit den gleichnamigen Zellen im Knoten der Nitella gracilis. Nachdem durch eine Querwand der vorgewölbte Theil der Zelle als Vegetationspunkt des Blattes abgegrenzt worden ist, wird der Rest der Zelle direct zum Basalknoten des Blattes. Es werden von ihm mehrere peripherische Zellen abgeschnitten, von denen ebenso wie bei Nitella gracilis die erstere stets an der oberen dem nächst jüngeren Stamminternodium zugewendeten Seite des Blattes liegt und mit den stammeigenen Zellen des Knotens in directer Verbindung steht. Die Zertheilung dieser erstgebildeten peripherischen Zelle u'_1 in zwei Halbirungszellen, von denen weiterhin peripherische Zellen höherer Ordnung in unbestimmter Zahl abgeschnitten werden können, zeigt keinerlei Abweichungen von den Theilungsgesetzen der Blattbasalknoten bei Nitella gracilis. Auch insofern besteht Uebereinstimmung bei beiden Arten, als der Kranz der peripherischen Zellen in dem Basalknoten der vier jüngsten Blätter des Quirls nicht geschlossen wird, so dass die Restzelle c' dieses Knotens nach unten zu bis an den Umfang der ursprünglichen Knotenzelle reicht.

Sehr auffällige Verschiedenheiten gegenüber dem Verhalten bei Nitella gracilis zeigen sich in dem Entwickelungsgange der beiden ersten peripherischen Knotenzellen u_1 und u_2. Wir können uns bei

Digitized by Google

der Besprechung dieser Verhältnisse zunächst noch an Querschnittbilder junger Knoten halten, deren in Figur 38 dreie in verschiedenen Altersstadien gezeichnet sind. In der Abbildung *A* dieser Figur erkennt man leicht die Halbirungswand und die Zellgruppen, welche aus den einzelnen peripherischen Zellen hervorgegangen sind. Gegenüber dem in der Abbildung *D* in Figur 37 gezeichneten Stadium sind hier in den Zellen u_1 und u_2 zwei Theilungswände aufgetreten.

Zunächst ist der papillenförmig über den Knotenumfang vorgewölbte Theil jeder Zelle durch eine etwas gebogene Querwand 1—1 als Vegetationspunkt abgetrennt worden. Das ist derselbe erste

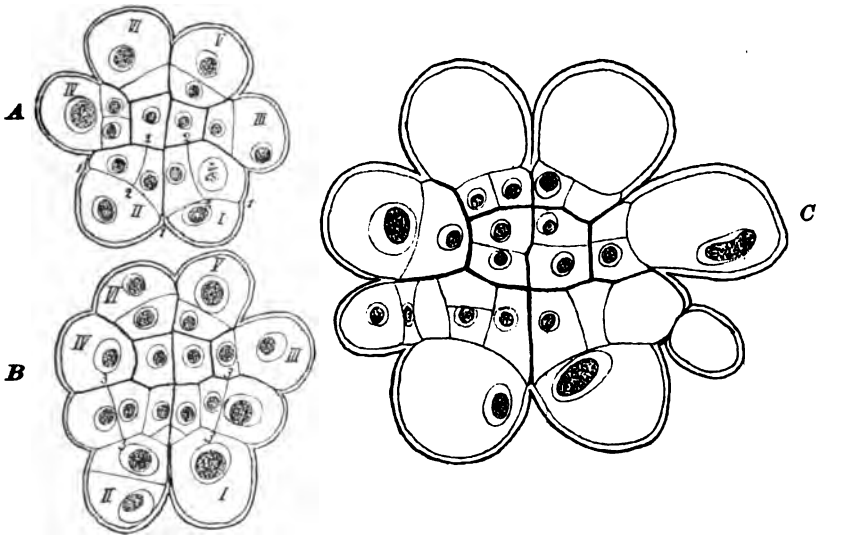


Fig. 38. Nitella syncarpa. *A—C* Querschnittbilder junger Sprosse in verschiedenen Theilungsstadien, *I—VI* die Anlagen der Blätter; *1—1*, *2—2*, . . . die aufeinanderfolgenden Theilungswände im Basalknoten der Blätter *I* und *II*. 230/1.

Theilungsschritt, welcher auch in allen andern peripherischen Zellen auftritt. Die hier abgetrennten beiden Vegetationspunkte entwickeln sich zu den Blättern I und II, welche als erstentstandene den übrigen in der Entwickelung voraus eilen und dieselben auch in erwachsenem Zustande an Grösse übertreffen. Die Theilungswand, welche zur Abtrennung der Blattvegetationspunkte in den peripherischen Zellen u_3 bis u_6 führte, verläuft stets so, dass die ganze freie Oberfläche der Zelle höchstens bis auf ein schmales ringförmiges Stück der Vegetationsspitze zufällt, während die Restzelle fast ganz im Innern des Sprossknoten liegt.

Digitized by Google

In den Segmenten u_1 und u_2 dagegen setzt sich die erste Wand auf der einen, und zwar stets auf der von der Halbirungswand des Knotens abgewendeten Seite der Zelle an die Aussenwand an. So kommt es, dass die Restzelle des Segmentes u_1 zwischen dem Blatt I und III und die Restzelle des Segmentes u_2 zwischen dem Blatt II und IV ein Stück freier Oberfläche besitzt, wie das in der Figur 38*A* deutlich erkennbar ist. Wir brauchen die Entwickelung der abgeschnittenen Vegetationsspitzen nicht im Einzelnen zu verfolgen, sie verhalten sich nicht wesentlich anders als die Primordien der übrigen Quirlblätter. Das Reststück dagegen, das wir in Analogie mit den übrigen Blättern als die Urzelle des Basalknotens ansehen müssen, unterscheidet sich von den gleichen Zellen in den übrigen Segmenten nicht nur durch den Besitz eines Stückes freier Oberfläche, sondern auch durch den Entwickelungsgang, den es einschlägt. Es liefert ein weiteres Blatt und einen Seitenspross. Zunächst tritt in dieser Zelle meistens eine Halbirungswand auf, welche annähernd gleichlaufend mit der Halbirungswand des Sprossknotens gerichtet ist und sich ziemlich in der Mitte der ersten Wand im Segmente senkrecht ansetzt. Es ist das die Wand, welche in den Segmenten I und II der Figur 38*A* durch 2—2 bezeichnet ist. Die beiden dadurch gebildeten Halbirungszellen sind insofern ungleich ausgestattet, als die eine derselben, welche von der Halbirungswand des Sprossknotens abgewendet liegt, ein grösseres Stück freier Oberfläche besitzt. In dieser so bevorzugten Halbirungszelle wird durch eine Wand, welche der Halbirungswand 2—2 annähernd parallel verläuft, eine peripherische Zelle abgeschnitten. In den Segmenten I und II der Figur 38*B* ist diese neue Theilungswand durch 3—3 bezeichnet. Auch in der andern an die Halbirungswand des Knotens grenzenden Halbirungszelle der Basalknoten der Blätter I und II werden einige peripherische Zellen abgetrennt, denen freilich als freie Oberfläche nur die schmalen, ringförmigen Flächenstücke zur Verfügung stehen, welche im Winkel zwischen dem untersten Internodium des Blattes und den angrenzenden Sprossinternodien liegen. Diese Zellen erlangen dementsprechend vorerst nur eine geringe Ausbildung und spielen bei der Entstehung normaler seitlicher Organe keine Rolle, sie können höchstens die Vegetationspunkte für accessorische Gebilde liefern.

Es mag hier noch erwähnt werden, dass in den Reststücken der Halbirungszellen des Basalknotens von Blatt I und II gelegentlich noch weitere Theilungswände auftreten, welche indess nicht zur Abschneidung peripherischer Zellen und zur Bildung von Vegetations-

Digitized by Google

punkten führen. Es handelt sich hier um Theilungsvorgänge in den sich durch Wachsthum vergrössernden Zellen, welche der Zertheilung der centralen Knotenzellen analog sind und in Bezug auf Zahl und Richtung der Theilungswände ebenso ungleichmässig sich verhalten. Für die Weiterentwickelung des Sprossknotens, insbesondere für die Entstehung der accessorischen Gebilde, hat die Zahl und Anordnung der hier gebildeten Theilzellen keinerlei Bedeutnng.

Die eine, durch den Besitz einer grösseren freien Oberfläche bevorzugte peripherische Zelle des Basalknotens in Blatt I und II gewinnt durch Wachsthum zwischen den sie begrenzenden Blättern des Quirls mehr und mehr an Raum und schlägt einen eigenen Entwickelungsgang ein. Das Verständniss der Zelltheilungsvorgänge in dieser Zelle wird besonders dadurch erschwert, dass während der Entwickelung durch die Dickenzunahme der angrenzenden Sprossinternodien ein ungleichmässiges Flächenwachsthum der neugebildeten Wände und

A *B*

Fig. 39. Nitella syncarpa. Medianschnitt durch die Anlage eines normalen Seitensprosses am Hauptsprossknoten. *A B* zwei aufeinanderfolgende Entwickelungsstadien, *3—3*, *4—4* aufeinanderfolgende Theilungswände, *v''* Scheitelzelle des Seitensprosses. 230/1.

damit eine Verschiebung der Zellen zu einander bedingt wird. Nur die Vergleichung zahlreicher Entwickelungszustände hat mich zu der Auffassung geführt, die ich im Folgenden kurz darstellen will.

Nach der früher verwendeten Bezeichnungsweise haben wir die durch die Wand 3—3 in Figur 38 *B* von der einen Halbirungszelle des Basalknotens der Blätter I und II abgeschnittene peripherische Zelle mit freier Oberfläche als *u'* zu bezeichnen; da sie in der betreffenden Halbirungszelle vorerst meist die einzige peripherische Zelle ist, und da ihre Schwesterzellen für die Bildung normaler Seitenorgane zunächst nicht in Betracht kommen, so können wir auf die Hinzufügung eines Zahlenindex verzichten. Die freie Oberfläche der Zelle *u'* wölbt sich sehr früh mit der Richtung nach aufwärts über den

Digitized by Google

Knotenumfang hervor, und die Vorwölbung wird sehr bald durch eine horizontale Wand abgeschnitten, welche in der Figur 39*A* die Bezeichnung 4—4 trägt. Diese Wand setzt sich aussen an die freie Oberfläche, innen an die Wand 3—3 an, welche die Zelle *u'* von der Halbirungszelle des Basalknotens abtrennte. Durch die Wachsthumsverschiebung bekommt die Wand 3—3 an der Ansatzstelle der neuen Wand eine Einknickung, welche in der Figur 39*A* schon ziemlich beträchtlich ist. Dem Stadium, welches die Figur 39*A* im Längsschnitt darstellt, entspricht ungefähr auch die Figur 1 auf Tafel II. Es ist also die Zelle *u'* in eine obere und in eine untere Zelle zerlegt. Die obere Zelle ist der Vegetationspunkt des Seitensprosses, die untere, sich ebenfalls nach aussen vorwölbende Zelle, wird bald durch eine weitere Theilungswand in eine äussere und eine innere Zelle zerlegt, von denen die erstere den Vegetationspunkt des Tragblattes I* resp. II* bildet, während die letztere direct zum Basalknoten dieses Blattes wird.

Der weitere Verlauf der Entwickelung wird durch die Figuren 2 und 3 auf Tafel II illustrirt. In Fig. 2 ist ein Fall dargestellt, in welchem das Blättchen I* sich in derselben Weise entwickelt, wie die übrigen Blätter des Knotens. Es sind zwei Blattinternodien vorhanden, zwischen denen eine schmale Knotenzelle angelegt ist, welche in der Figur durch das obere Internodium verdeckt wird. Der Vegetationspunkt des Seitensprosses *v''* ist noch verhältnissmässig wenig entwickelt, aber doch schon an seiner Form als Sprossscheitel erkennbar. In dem in Figur 3 gezeichneten untersten Sprossknoten ist dagegen das Blättchen II* schwach entwickelt, während die Sprossanlage *v''*, welche durch nachträgliche Verschiebung ein wenig seitlich aus der Achsel des Blättchens herausgerückt ist, schon die normalen Theilungen im obersten Knoten und die sich oben hervorwölbenden Quirlblättchen erkennen lässt.

Die thatsächlichen Verhältnisse sind damit klargelegt. Die theoretische Deutung der hier besprochenen Entwickelungsvorgänge bereitet indess, wenn wir uns auf den Standpunkt der rein formalen Morphologie stellen wollen, einige Schwierigkeiten. Spross und Blatt sind offenbar Abkömmlinge des Blattes I (oder II), ihre Urzellen gehören dem Basalknoten desselben an. Wie ist aber das Verhältniss zwischen diesen beiden seitlichen Gliedern des Blattes? Es sind dort, soviel ich sehe, drei Auffassungen möglich. Man kann sagen: das Hauptblatt entwickelt aus seinen Basalknoten ein Seitenblättchen, in dessen Achsel der Seitenspross entsteht, oder: Spross und Blättchen sind coordinirte seitliche Organe des Hauptblattes, oder endlich: aus dem

Digitized by Google

Basalknoten des Hauptblattes entspringt ein Seitenspross, der aus seinem Basalknoten ein einziges Blatt entwickelt. Für und wider jede dieser Auffassungen lassen sich Gründe geltend machen. Die Stellung, welche das Blättchen und der Seitenspross im verwachsenen Zustande zu einander einnehmen — man sehe die Figuren 2 und 1 auf Tafel II — lassen wohl die Annahme, dass es sich um ein Tragblatt und den zugehörigen Achselspross handelt, als die wahrscheinlichere erscheinen. Wir hätten dann aber anzunehmen, dass die Theilungswand 4—4 in Figur 39, welche die Zelle *u'* in eine obere und eine untere Zelle zertheilt, die erste Theilungswand der Blattanlage sei, und müssten die obere Zelle nach der Analogie als die Urzelle des Basalknotens der Blattanlage betrachten. Das ist aber nicht möglich, da ja nachträglich noch in der untern Zelle ein vollständiger Basalknoten für das Blatt entsteht, während die obere Zelle direct den Vegetationspunkt des Sprosses bildet.

Die Entwickelungsgeschichte spricht eher für die zweite Annahme. Die Wand 4—4 in Figur 39 wäre danach einfach als Halbirungswand der peripherischen Zelle *u'* des Hauptblattknotens anzunehmen. Die entstandenen Halbirungszellen, die Urzelle des Sprosses und des Blättchens, wären morphologisch gleichwerthige Anlagen seitlicher Organe des Hauptblattes. Indess müssten wir dann erwarten, dass das Blatt seine Hauptseite, d. h. diejenige, an welcher in dem oberen Knoten die erste peripherische Zelle liegt, dem Hauptblatt als seiner Abstammungsaxe zuwenden, was aber niemals der Fall ist. So bleibt nur die dritte Annahme, dass der Spross wie bei Nitella gracilis ein seitliches Organ des Hauptblattes ist, und dass das Blättchen aus dem Knoten dieses Seitensprosses seinen Ursprung nimmt. Dafür spricht besonders auch der Umstand, dass dieselbe *v''* in der Figur 39 sich von Anfang an nach dem Theilungsgesetze des Hauptsprossgipfels $V = v + (k + i)$ weiter entwickelt, d. h. nach der nächstfolgenden Quertheilung theilt sich der rückwärts gelegene Abschnitt in Knoten und Internodium, so dass in dem erwachsenen Seitenspross an die Theilungswand 4—4 direct eine Internodialzelle grenzt. Nach der Analogie mit den Blättern und mit den Seitenprossen der übrigen Nitellen hätten wir aber als erste Theilung eine Theilung nach dem einfacheren Schema $V = v + g$ zu erwarten, wobei die Zelle g direct zum Basalknoten der Sprossanlage wird. Dieser erste Theilungsschritt würde also schon in dem Auftreten der Wand 4—4 zu sehen sein, und wir müssten demnach die untere der beiden dadurch aus *u'* hervorgehenden Zellen als die Urzelle des Basalknotens des Seitensprosses deuten, welche nur eine

Digitized by Google

geringe Entwickelung erreicht und nur einen einzigen seitlichen Vegetationspunkt, eben die Anlage des Blättchens, erzeugt. Aber gerade die rudimentäre Ausbildung dieses Basalknotens, in welchem nicht einmal die allen Sprossknoten zukommende Halbirungswand auftritt, scheint mir ein gewichtiges Argument gegen diese Annahme zu bilden. Noch unverständlicher wird bei rein formaler Betrachtung das Verhältniss des Blättchens und des Seitensprosses, wenn wir die zahlreichen Abweichungen berücksichtigen, welche neben der geschilderten normalen Ausbildung nicht gerade selten auftreten. Bisweilen geht aus dem Segment *u'* in dem Basalknoten der Blätter I und II nur ein Blättchen hervor, ohne dass von dem Spross, den wir als seine Abstammungsaxe anzusehen hätten, auch nur die Anlage nachweisbar wäre. Wieder andere Fälle zeigen einen wohlentwickelten Seitenspross, während der Zellabschnitt, aus dem normaler Weise das Blättchen sich entwickelt, unentwickelt bleibt. Endlich habe ich den Fall beobachten können, dass an der Stelle des Blättchens ein Oogonium

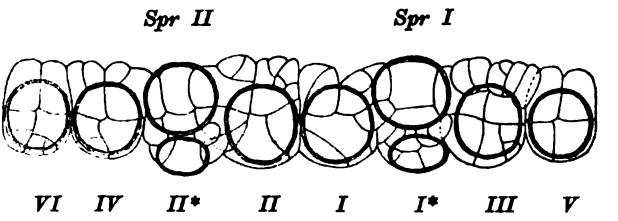


Fig. 40. Nitella syncarpa. Die Basalknoten der Blätter und der normalen Seitensprosse eines Hauptsprossknotens. 56/1.

stand, in dessen Achsel die Anlage des Seitensprosses normal entwickelt war (vergl. Figur 4 auf Tafel II). Man sieht, dass es schwierig wenn nicht unmöglich ist, hier die beobachteten Thatsachen in ein der formalen Morphologie der Characeen geläufiges Schema einzuzwängen. Ich verzichte desshalb darauf, unter den möglichen Fällen eine Entscheidung zu treffen, umso lieber, als es meine Absicht ist, später mit veränderter Fragestellung eine mechanische Erklärung der Thatsachen zu versuchen.

Nachdem wir die Entwickelung der Sprossknoten bei Nitella syncarpa kennen gelernt haben, können wir uns nunmehr wiederum der Frage zuwenden: wie entstehen an dem Sprossknoten die accessorischen Seitenachsen, und welcher Art sind dieselben? Zunächst mag auch hier wieder an einigen nach der Natur gezeichneten Abbildungen gezeigt werden, welche Zellen im erwachsenen Sprossknoten als Vegetationspunkte zur Verfügung stehen.

Digitized by Google

Für die Figur 40 gilt dasselbe was für Figur 33 auf Seite 74 gesagt wurde. Sie stellt die Basalknoten der Blätter und der normalen Seitensprosse eines Knotens dar, welche einzeln nach der Natur gezeichnet wurden. Die morphologische Bedeutung und die derselben entsprechende Bezeichnung der einzelnen Zellen der Blätter III—VI ergibt sich leicht aus einer Vergleichung mit der Figur 33. Ich glaubte deshalb die Eintragung der Buchstabenbezeichnung, welche die Uebersichtlichkeit der Figur stören würde, unterlassen zu dürfen. Nur die Basalknoten der Blätter I und II, zu denen wir, wie gezeigt wurde, ja auch die Basen der Blätter I*, II* und der beiden Seitensprosse zu rechnen haben, weichen von dem allge-

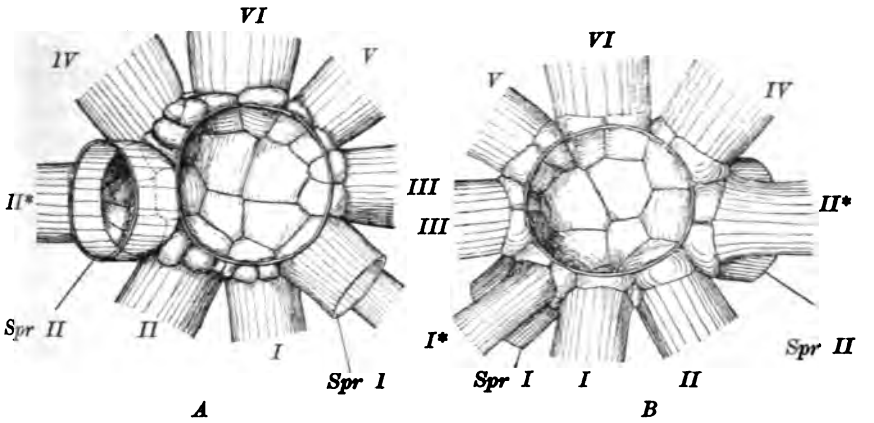


Fig. 41. Nitella syncarpa. Ein erwachsener Sprossknoten aus dem untern Abschnitt eines Sprosses. *A* von oben, *B* von unten gesehen. *I—VI* die Blätter, *Spr I* und *II* die normalen Seitensprosse. 65/1.

meinen Schema ab, indess ist es nach Verfolgung der Entwickelungsgeschichte auch hier nicht schwierig, die Bedeutung der einzelnen Zellgruppen und Zellen zu verstehen.

Ruhende Vegetationspunkte treffen wir, wie die Figur ergibt, in jedem Basalknoten zu mehreren an. In den Knoten III und IV sind in den nach oben gelegenen peripherischen Zellen schon weitere Theilungen eingetreten, ebenso auch in den Knoten I und II, auch wenn wir von der Ausbildung der Nebenblätter und Seitensprosse absehen.

Die natürliche gegenseitige Lage der Knotenzellen ist aus der Figur 41 *A* ersichtlich. Dieselbe stellt einen Sprossknoten, welcher durch Abschneiden der angrenzenden Internodien isolirt wurde, von oben gesehen dar. Es entspringen aus dem Knoten acht Blätter und

Digitized by Google

zwei Seitensprosse, welche in der bekannten Weise bezeichnet sind. Die Seitensprosse sind kurz über ihrer Ursprungsstelle abgeschnitten. Von ihnen war der zum Blatt II gehörige am kräftigsten entwickelt, in andern Fällen ist das Verhältniss umgekehrt. In der Höhlung des basalen Internodiums des Sprosses II sind einige Zellen von dem Basalknoten des Blättchens II* sichtbar.

In der Mitte des Sprossknotens treffen wir in dem vorliegenden Falle vier flache Zellen an, von denen die beiden grösseren in der Figur nach oben liegenden die centralen Restzellen des Knotens sind, während die beiden unteren zu den Basalknoten der Blätter I und II zu rechnen sind. Es wurde absichtlich ein Fall zur Darstellung gewählt, in welchem die Zertheilung des Knotens möglichst einfach war. In andern Sprossknoten theilen sich, wie sich ja aus der Figur 38*C* ergibt, die Centralzellen des Knotens noch mehrmals. In den ersten Knoten junger Pflanzen, oder was dasselbe sagt, in den unteren Knoten der Sprosse, sind sie wie im vorliegenden Falle nicht selten ungetheilt. Die Wand zwischen den beiden Centralzellen, welche mit geringen Knickungen nach beiden Seiten hin bis an die Peripherie des Knotens verläuft, einerseits zwischen den Blättern I und II, andererseits zwischen V und VI endend, ist die ursprüngliche Halbirungswand des Knotens. Die Zellwände, welche die Centralzellen gegen die grossen, zu den Basalknoten der Blätter I und II gehörigen Zellen abgrenzen, entsprechen den im jungen Knoten an zweiter und dritter Stelle auftretenden Theilungswänden, durch welche die peripherischen Zellen u_1 und u_2 abgetrennt werden. Auch die weiteren Theilungswände, durch welche der Kranz der peripherischen Zellen geschlossen wird, lassen sich in dem erwachsenen Knoten unterhalb der Basalknoten der Blätter III—VI leicht auffinden. Die Basalknoten der Blätter I und II sind nicht ganz gleichmässig entwickelt; in dem letzteren ist die nach Abtrennung der Blattvegetationsspitze in dem Reststück gewöhnlich auftretende Halbirungswand (2—2 in Figur 38*A*) vorhanden unter dem Blatt I fehlt dieselbe dagegen. Von den Basalknoten der übrigen Blätter ist derjenige des Blattes IV am weitesten zertheilt, bei den Blättern III, V und VI zeigt der Basalknoten nach oben nur erst die zwei Theilzellen des ersten Segmentes.

Figur 41*B* zeigte denselben Sprossknoten von unten. Die Basalknoten der Blätter III—VI haben an dieser Seite zwei oberflächliche Zellen, je die eine derselben ist eine peripherische Zelle u', die andere das bis an den Umfang reichende Reststück der ursprünglichen

Digitized by Google

Knotenzelle. Auch der Basalknoten der Blätter I* und II* ist in derselben Weise aufgebaut. Nur an der Basis der Blätter I und II ist die Regelmässigkeit entsprechend der eigenartigen Entwickelung unterbrochen, indem nur je eine Zelle, nämlich das Reststück der ursprünglichen Knotenzelle, allein das freie Stück der Knotenoberfläche einnimmt. Bisweilen tritt auch in diesen Basalknoten, wie in dem in Figur 40 bei Blatt I dargestellten Falle, an der Unterseite ein peripherisches Segment als zweite Zelle auf.

Die accessorischen Gebilde, welche aus den zahlreichen Vegetationspunkten der Sprossknoten von Nitella syncarpa sich entwickeln können, sind Wurzelfäden, Zweigvorkeime und radiäre Zweige. Bisweilen kommen alle drei neben einander an demselben Sprossknoten vor, häufig aber entwickeln sich neben den stets auftretenden Haarwurzeln nur Zweigvorkeime oder nur accessorische Seitensprosse. Es scheint das davon abhängig zu sein, ob der austreibende Knoten an einer jungen Pflanze gebildet wurde oder ob er an einer schon kräftig entwickelten älteren Pflanze entstand. An einer und derselben erwachsenen Pflanze sind die untersten Knoten am einfachsten gebaut, sowohl bezüglich der Theilungen, welche die stammeigenen Knotenzellen nachträglich erfahren, als auch bezüglich der Höhe, welche die Entwickelung der Basalknoten der Blätter erreicht. Zwingt man einen solchen Knoten zum Austreiben, indem man denselben isoliert und in der früher beschriebenen Weise im Wassertropfen unter Deckglas cultivirt, so entwickeln sich gewöhnlich aus dem Knoten nur Wurzelfäden und allenfalls vereinzelte Zweigvorkeime. In einem bestimmten Fall liess sich mit Sicherheit erkennen, dass der Vegetationspunkt des nicht zur Entwickelung gelangten Blattes I* zum Zweigvorkeime auswuchs, dessen Wurzelknoten mehrere Wurzelfäden entwickelte, während am nächst höheren Knoten neben dem Blatt I ein radiärer Seitenspross entstand. Wir werden auf diesen Fall noch zurückzukommen haben. Bisweilen treibt ein solcher Knoten gar keine Sprosse, die Bildung derselben bleibt den oberen Blattknoten überlassen, eine auffällige Erscheinung, die uns gleichfalls später noch beschäftigen wird.

Wesentlich anders gestaltet sich der Versuch, wenn man einen Knoten aus dem oberen Abschnitt einer kräftig wachsenden Pflanze für denselben verwendet. Ja es ist nicht einmal nöthig, derartige Knoten zu isoliren, sie entwickeln sich auch an der Pflanze weiter. Besonders an den im Laboratorium überwinternden Sprossen meiner Culturen fand ich alle oberen Knoten in eigener Entwickelung begriffen. Alle hatten Wurzelfäden und Adventivsprosse gebildet. Die

Digitized by Google

Zahl und Anordnung dieser adventiven Bildungen ist für einen concreten Fall in der Figur 42 dargestellt. In der Mitte der Figur sieht man im Grunde des durchschnittenen oberen Internodiums die inneren Zellen des Knotens. Man wird zwischen denselben die Halbirungswand und die an dieselbe anschliessenden weiteren ersten Theilungswände des Knotens, welche mit kräftigeren Strichen gezeichnet wurden, leicht erkennen. Ein Vergleich des inneren Zellkomplexes mit demjenigen der Figur 41 zeigt uns, dass bei dem hier vorliegenden Knoten die centralen Reststücke, also die stammeigenen Knotenzellen, sich nachträglich noch mehrmals getheilt haben, so dass im

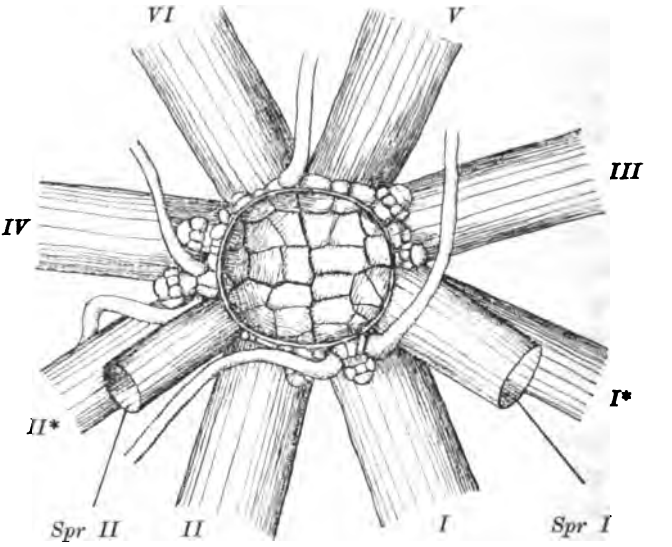


Fig. 42. Nitella syncarpa. Ein erwachsener Sprossknoten aus dem oberen Abschnitt einer Pflanze, von oben gesehen. *I—VI* die Blätter, *Spr I* und *II* die normalen Seitensprosse. Aus dem Basalknoten der Blätter entspringen zahlreiche Adventivsprosse und Haarwurzeln. 55/1.

Ganzen sieben centrale Knotenzellen aus den zwei ursprünglichen hervorgegangen sind. Auch die inneren Zellen des Basalknotens der Blätter I und II haben Theilungen erfahren, welche an den entsprechenden Zellen in der Figur 41 nicht eingetreten sind. Es handelt sich hier um die zufälligen Unterschiede in der Ausbildung der Restzellen in den Segmenten I und II, von denen auf Seite 86 gelegentlich der entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung die Rede war.

Digitized by Google

Am Umfange des Knotens sehen wir die basalen Enden der normalen acht Blätter, welche in der Figur in der bekannten Weise bezeichnet sind, und zweier normaler Seitensprosse, von denen in diesem Falle der zum Blatt I* gehörige die kräftigere Entwickelung zeigte. Die Zellen, welche in den Basalknoten der Blätter nach oben liegen, haben sich in verschiedener Weise weiter entwickelt, zum Theil sind sie zu Vegetationspunkten radiärer Sprosse geworden, welche schon die Anlage eines normalen Blattwirtels aufweisen, zum Theil haben sie Wurzelvegetationspunkte geliefert, eine Anzahl ist noch als ruhende Vegetationspunkte erhalten. Wenn wir die Vertheilung der austreibenden Vegetationspunkte in den Basalknoten der Blätter beachten, so zeigt sich, dass die Blätter I und II aus der von dem entsprechenden normalen Seitenspross abgewendeten Hälfte ihres Basalknotens je einen Adventivspross entwickelt haben. Die Blätter III und V haben aus jeder der beiden grösseren oberen Knotenzellen, also im Ganzen je zwei Adventivsprosse geliefert, im Basalknoten der Blätter V und VI sind noch keine Sprossanlagen hervorgetreten. Das hier vorliegende Verhältniss der Vertheilung der Adventivanlagen ist kein zufälliges, eine Durchmusterung zahlreicher Knoten im gleichen Entwickelungsstadium ergibt, dass in der Regel die Vorderseite des Knotens, d. h. diejenige Seite, an welcher die Blätter I und II entspringen, gefördert ist; dass die beiden ersten Blätter nur je einen Adventivspross tragen, kann uns nicht auffällig erscheinen, da ja den Basalknoten dieser beiden ausserdem auch der Ursprung der normalen Seitensprosse angehört. Selbstverständlich können gelegentlich auch die Basalknoten der Blätter V und VI Adventivsprosse erzeugen, und die Regelmässigkeit des Vorrückens der Bildung von Adventivsprossen von vorne nach hinten wird gelegentlich auch dadurch unterbrochen, dass einzelne der gebildeten Anlagen den andern in der Entwickelung vorauseilen und neue Vegetationspunkte höherer Ordnung aus ihren Basalknoten hervorgehen lassen.

Das weitere Schicksal der gebildeten Adventivsprosse ist überhaupt sehr ungleich und von Zufälligkeiten abhängig. Einige der Anlagen verharren in dem Stadium, in welchem sie in der Figur 42 gezeichnet sind. Sie behalten dabei lange Zeit die Fähigkeit, sich zu entwickeln, wie durch das Experiment erwiesen werden kann. Andere Anlagen entwickeln sich zu Kurztrieben, deren Blattquirle Geschlechtsorgane tragen. Solche Kurztriebe sind in den Figuren 3 und 4 auf Tafel II abgebildet. Wie in der Figur 3 deutlich sichtbar ist, besteht der ganze Spross aus der Scheitelzelle *v* und drei Gliedern.

Digitized by Google

Von den drei Blattquirlen ist der unterste schon mit grossen, der Reife nahen Antheridien versehen. Auch der zweite Quirl trägt schon verhältnissmässig grosse Anlagen, während die Blätter des jüngsten Quirls eben erst als Höckerchen über den Knotenumfang hervortreten. Der Kurztrieb in Figur 4 ist schräg von unten gesehen, dadurch wird die Sprossspitze unsichtbar. Man sieht ausser den mit Oogonien besetzten Blättern des ältesten Quirls nur noch einige bedeutend kleinere, noch sterile Blätter des zweitjüngsten Knotens; ein dritter Knoten war auch an dem hier gezeichneten Spross eben erst unterhalb der Scheitelzelle angelegt. Im natürlichen Verlauf der Dinge gehen die Kurztriebe nach der Reife der Geschlechtsorgane mit der ganzen Pflanze zu Grunde. Durch Experiment gelingt es indess, wenn man rechtzeitig die concurrirenden vegetativen Achsen fortschneidet, die Kurztriebe in Langtriebe überzuführen, und zwar nimmt dabei nicht nur der Vegetationspunkt seine Thätigkeit aufs neue auf, sondern auch die schon ausgebildeten Internodien, voran das älteste, strecken sich und schieben die Sprossspitze aus der Achsel über den Blattquirl hinaus. Ich habe den Versuch nur mit männlichen Kurztrieben machen können, glaube aber nicht, dass sich die Kurztriebe der weiblichen Exemplare wesentlich anders verhalten werden, wenn man nur früh genug experimentell eingreift.

Digitized by Google

III. Nitella cernua A. Br.

Nitella cernua gehört zu den wenigst gekannten Arten. Sie wurde 1856 von J. Golmer in Venezuela entdeckt und von Al. Braun in den Monatsberichten der kgl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin im Juni 1858 zuerst kurz beschrieben. Die Maassangaben, welche Al. Braun in der Beschreibung gibt, beziehen sich, wie er ausdrücklich erwähnt, auf die zusammengedrückte Pflanze. Es scheint also, als ob Al. Braun nur getrocknete Exemplare zur Untersuchung benutzt hat. Ausser einigen Detaildarstellungen von Blatt- und Sprossspitzen und von Antheridien und Oogonien in der Braun-Nordstedt'schen Monographie [1]) sind mir keine Abbildungen dieser merkwürdigen Art bekannt geworden. Ich halte es desshalb nicht für überflüssig, ein Habitusbild dieser Pflanze nebst einer eingehenderen Beschreibung der Gestaltungsverhältnisse hier zu geben, zumal da auch die Braun'sche Diagnose einiger Berichtigungen und Zusätze bedarf. Die entwickelungsgeschichtliche Untersuchung der Sprossknoten habe ich besonders desshalb unternommen, weil Braun angibt, dass diese grosse, schöne Art mit keiner anderen nähere Verwandtschaft hat, und weil ich also erwarten durfte, hier eigenartige Bauverhältnisse anzutreffen. Das Untersuchungsmaterial, welches ich benutzte, ist von Herrn Professor Goebel auf seiner im Jahre 1890/91 unternommenen Reise nach Venezuela eingesammelt und mir in freundlichster Weise zur Verfügung gestellt worden. Es besteht neben getrockneten Exemplaren aus Alkoholmaterial. Bei den in Alkohol conservirten Pflanzen sind die stattlichen Internodien der Sprosse und Blätter ebenso wie bei den getrockneten zu papierdünnen Streifen zusammengefallen und vielfach geknickt und gebogen. Legt man aber eine solche Pflanze in reines Wasser, so dehnen sich alle unverletzten Zellen in kurzer Zeit und nehmen ihre natürliche Lage vollkommen

1) Fragmente einer Monographie der Characeen. Abh. d. Berliner Akademie 1882 Taf. 1 Fig. 12—19.

Digitized by Google

wieder an. Der hydrostatische Druck im Innern der langen Internodien wird so vollkommen wieder hergestellt, dass sie auch ausserhalb des Wassers auf kurze Zeit ihre innere Festigkeit behalten und ohne einzuknicken emporgehoben werden können.

Die Pflanze gehört zu den grössten Characeen, Sprosstheile von Meterlänge habe ich unter den getrockneten Exemplaren häufiger gesehen; es handelte sich dabei aber immer nur um Bruchstücke von ganzen Pflanzen, deren Länge wohl nach der Tiefe des Wassers schwankt, wahrscheinlich aber unter entsprechenden Umständen beträchtlich über das angegebene Maass hinausgehen kann. Die Internodien der Sprosse erreichen bei einer Dicke von ca. 3 mm nicht selten eine Länge von 25 cm, und das unterste Internodium der Quirlblätter, welches in der Dicke nur wenig hinter den Sprossinternodien zurückbleibt, wird an manchen Knoten bis zu 10 cm lang. Das ganze übrige Blatt ist dagegen auf ein mit blossem Auge kaum wahrnehmbares Krönchen reducirt, welches nach Al. Braun „der Gabeltheilung anderer Arten derselben Section entspricht". In dem Krönchen erkennt man mit der Lupe leicht die central stehende einzellige Spitze des Hauptstrahls. Zwischen ihr und dem gestreckten unteren Blattinternodium liegt ein Blattknoten, an dem sich regelmässig fünf peripherische Zellen und aus diesen ebenso viele Blättchen entwickeln, welche an Grösse der Spitze des Hauptstrahles ungefähr gleichbleibend das Krönchen auf der Kuppe des robusten Blattinternodiums darstellen. Es handelt sich hier also nicht um eine Gabelung, sondern um eine typische monopodiale Wirtelbildung, bei welcher alle Seitenäste zu ungefähr gleicher Entwickelung gelangen. Die Zahl der Quirlblätter an den einzelnen Sprossknoten ist gewöhnlich 8. In der Achsel eines oder einiger Blätter stehen Seitensprossen zu drei oder mehreren, welche in der vegetativen Region den Aufbau des Hauptsprosses wiederholen können. An fertilen Exemplaren sind die zahlreichen Seitenäste der oberen Sprossknoten hauptsächlich mit die Träger der Geschlechtsorgane. Bevor wir auf die Schilderung der fertilen Sprossabschnitte näher eingehen, ist es nöthig, noch einer eigenthümlichen vegetativen Sprossbildung zu gedenken, welche bisher nicht bekannt geworden ist. An manchen Quirlen entspringen nämlich Ausläufer, welche in ihrer äusseren Erscheinung, abgesehen von ihrer bedeutend grösseren Länge und ihrer Neigung nach abwärts, den Blättern ähnlich sehen und wohl mit ihnen verwechselt worden sind. An diesen Sprossen, welche deutlich aus der Achselregion am Sprossknoten entspringen, ist nämlich ebenso wie an den Blättern nur ein

Digitized by Google

einziges gestrecktes Internodium vorhanden, welches beträchtliche Länge erreichen kann. An dem auf Taf. III abgebildeten männlichen Sprossstück betrug die Länge dieses Internodiums bei dem in Bruchstücken dargestellten Ausläufer des untersten Quirls 21 cm. Der ganze übrige Spross mit mehreren Blattquirlen und Seitensprossen ist zu einem kappenförmigen Gewebekörper zusammengedrängt, welcher die vordere Kuppe des gestreckten Internodiums einnimmt und bei oberflächlicher Betrachtung makroskopisch nicht viel anders erscheint, als das Krönchen an der Spitze der vegetativen Blätter. Schon bei schwacher Vergrösserung sieht man freilich, dass die Kuppe am vorderen Ende der Ausläufer, wie das in Fig. 4 auf Taf. IV dargestellt ist, viel mehr Spitzen aufweist, als das sechsspitzige Blattkrönchen; es ist auch nicht schwer, in den einzelnen Spitzengruppen die Quirlblätter der oberen Knoten und die Achselsprosse derselben zu erkennen. Alle diese Sprosstheile an der Spitze des Ausläufers sind in zähen Schleim eingehüllt, der die jugendlichen Organe gegen Verletzung und Auslaugung schützt und das Eindringen der Ausläuferspitze in den Schlamm am Grunde des Gewässers wesentlich erleichtern muss. Wir haben in den Ausläufern wohl offenbar eine Einrichtung zur vegetativen Vermehrung zu sehen, die sich in biologischer Beziehung der Ausläuferbildung bei Chara stelligera an die Seite stellen lässt. Ueber das weitere Schicksal der Ausläufer kann ich aus meinem Material nichts Bestimmtes ersehen, es bleibt zu untersuchen, ob etwa unter dem Einfluss der Dunkelheit die jüngeren Internodien des Ausläufers sich unter dem Boden nachträglich strecken oder ob nur die von den anderen Knoten erzeugten Seitensprosse zu neuen oberirdischen Sprossen heranwachsen: eine Untersuchung, die freilich nur mit lebendem Material im Heimathland der Pflanze exact durchgeführt werden könnte.

Die Geschlechtsorgane, Antheridien und Oogonien sind bei Nitella cernua auf verschiedene Individuen vertheilt und infolge der verschiedenen Stellung der Geschlechtsorgane an den Blättern und der abweichenden Ausbildung der Seitenstrahlen an den fertilen Blättern sind die männlichen und weiblichen Pflanzen schon makroskopisch leicht zu unterscheiden. Auf Tafel III ist in Figur 1 ein grösseres Stück einer männlichen, in 2 die Sprossspitze einer weiblichen Pflanze gezeichnet, an denen die habituelle Verschiedenheit der beiden Geschlechter deutlich ersichtlich ist.

Die Antheridien, welche in ihrem Bau keinerlei wesentliche Abweichung von dem bekannten in den Lehrbüchern oft genug ab-

Digitized by Google

gebildeten Typus aufweisen und welche auch hinsichtlich ihrer Grössenverhältnisse keine Besonderheit zeigen, stehen an den Blättern an Stelle des Endgliedes, welche an den sterilen Blättern wie vorhin beschrieben die Mitte des Krönchens einnimmt. Der Knoten unterhalb des Antheridiums entwickelt ebenso wie am sterilen Blatt fünf Seitenblättchen, welche infolge der Verbreiterung der Basis des Antheridiums mehr abstehend oder spreitzend sind als die gleichen Theile im Krönchen eines gewöhnlichen Blattes. Da die seitlichen Blättchen unterhalb des Antheridiums sehr klein bleiben und sich meist der Kugel des Antheridiums dicht anschmiegen, so sind sie mit blossem Auge nicht oder doch nur undeutlich wahrnehmbar. An den älteren Knoten der männlichen Pflanzen weichen die fertilen Blätter in ihrer Ausbildung und Stellung nicht wesentlich von den sterilen Blättern ab. In den Seitensprossen und auch gegen die Spitze des Hauptsprosses hin erscheint bei reichlicher Fructification die Blattbildung etwas reducirt. Die untersten Internodien der Blätter bleiben schwächer und kürzer und in der Gipfelknospe drängen sich die Quirle der mit wohlentwickelten Antheridien versehenen kurzen Blätter, indem auch die Hauptsprossinternodien verkürzt bleiben, zu doldenartigen Gebilden zusammen, wie das in der Abbildung 1 der Tafel III besonders deutlich an dem abwärtsgekrümmten Seitenspross des untersten Hauptsprossquirles erkennbar ist. Die Abwärtskrümmung, welche dieser Spross aufweist, tritt häufig, wenn auch nicht immer, bei fertilen Seitensprossen auf und ist für Al. Braun der Grund für die Benennung der Pflanze als Nitella cernua gewesen. Sie findet sich auch an den weiblichen Exemplaren in ähnlicher Weise.

Die Oogonien weisen im Gegensatz zu den terminal gestellten Antheridien eine laterale Stellung auf. Die Blätter, an denen sie stehen sind im wesentlichen ebenso gebaut wie die sterilen Blätter, d. h. sie bestehen, abgesehen vom Basalknoten, aus einem gestreckten unteren Internodium und einem viel kürzeren Endglied. Zwischen diesen beiden Zellen liegt ein Knoten, der regelmässig fünf peripherische Zellen erzeugt. Von diesen fünf Zellen können nun eine oder zwei oder drei zu Oogonien auswachsen, während die übrigen zu normalen Seitenblättchen werden. Dabei beginnt die Oogonienbildung aus dem Segment u_1 des Knotens, also an der Ober- oder Innenseite des Blattes. Die zur Entwickelung gelangenden Seitenblättchen stehen also stets nach aussen an den aufsteigenden Blättern. Die Blättchen der weiblichen Blätter sind ebenso wie das Endglied derselben regelmässig etwas grösser als die Blättchen der männlichen Blätter und

Digitized by Google

das Endglied der sterilen. Sie sind mit blossem Auge deutlich zu sehen und bedingen durch ihre Form und Stellung gerade das charakteristische Aussehen der weiblichen Pflanze. Es neigen sich nämlich diese Theile mehr oder weniger nach dem Innern des Blattquirls zu, so dass sie sich fast wie eine Schutzhülle über die im Innern des Quirls verborgenen Oogonien herlegen. Hiezu kommt noch, dass hier wie bei der männlichen Pflanze die fertilen Köpfchen der Haupt- und Seitensprosse ganz in zähen Schleim eingehüllt sind, der aus einer Umwandlung der äusseren Zellwandlagen hervorgehend alle Theile gleichmässig überzieht. In der Figur 3 der Tafel III ist ein Blättchen mit drei Oogonien dargestellt, an welchem auch die Schleimhülle durch Schattierung angedeutet ist. Der Kern der Oogonien wird von Al. Braun richtig als sexgyratus bezeichnet, seine Grösse beträgt nach demselben Autor 0,55—0,62 mm. Ich habe diese Angaben nicht nachprüfen können, da an meinem Untersuchungsmaterial keine völlig reifen Oogonien zu finden waren. Aus demselben Grunde habe ich auch nicht constatiren können ob, wie Nordstedt mit einem vorsichtig beigefügten Fragezeichen angibt, das kleine stumpfe Krönchen der Oospore bis zur Reife erhalten bleibt oder ob es abgeworfen wird.

Wir wenden uns nun zur Untersuchung des Aufbaues der Sprossknoten. Gegenüber der einheimischen Nitella finden wir hier den Sprossknoten aus ausserordentlich vielen Zellen zusammengesetzt, was allerdings den riesigen Dimensionen entspricht, welche die Knoten hier bei der kräftigen Entwickelung aller angrenzenden Internodien erlangen. Besonders auffällig ist ein feinmaschiges Gewebe aus ziemlich gleichmässigen parenchymatischen Zellen, welches die freie Knotenoberfläche zwischen und neben den Blättern einnimmt. Dieses Parenchym tritt an den Spitzen der Ausläufer, wo die Blattinternodien nicht bis zur gegenseitigen Berührung anschwellen, besonders deutlich hervor, wie aus der Figur 4 auf Tafel IV leicht ersichtlich ist. Aber auch an den gewöhnlichen Sprossknoten ist es mächtig entwickelt und sein Vorhandensein macht es geradezu unmöglich, aus dem Studium des ausgewachsenen Knotens allein einen Einblick in die morphologische Bedeutung der einzelnen Zellen und Zellengruppen zu erlangen. Die Verfolgung der Entwickelungsgeschichte der schnellwüchsigen Knoten gibt uns dagegen leicht über alle Fragen Aufschluss und zeigt uns als bemerkenswerthestes Resultat, dass der Bau der Sprossknoten dieser mächtigen Form in allen wesentlichen Punkten denselben Typus vertritt, den wir bei der kleinsten bisher untersuchten

Digitized by Google

Form Nitella gracilis kennen gelernt haben. Dieser Umstand überhebt uns der Mühe, die Entwickelung aller Blattbasen bis ins Einzelne zu verfolgen; ich werde nur die wesentlichsten Punkte zur Orientirung des Lesers in allgemeinen Zügen an der Hand einiger Abbildungen erläutern.

In der jugendlichen Sprossknotenzelle am Vegetationspunkt verläuft die Theilung in der normalen Weise durch das Auftreten der Halbirungswand und Anlegung von vier peripherischen Zellen in jeder Knotenhälfte. Auffällig ist dabei nur gegenüber den bisher besprochenen Formen die bedeutende Förderung der Vorderseite des Knotens. So zeigt die Figur 43 *A*, welche den Querschnitt eines jungen Knotens darstellt, dass das Blatt I in allen seinen Theilen bis zu

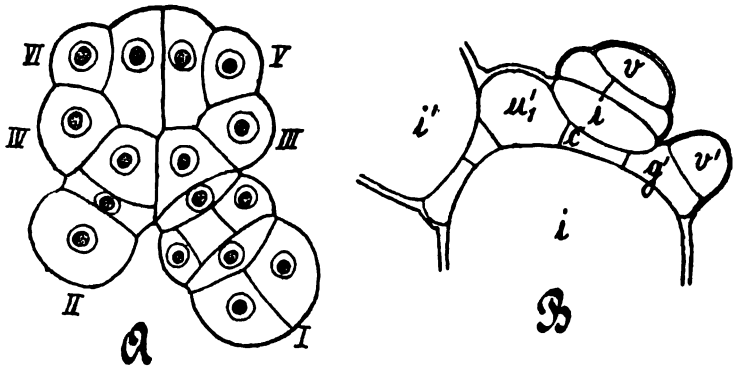


Fig. 43. Nitella cernua. *A* Querschnitt eines jungen Sprossknotens. 100/1. *B* medianer Längsschnitt des Sprossgipfels. 210/1.

dem von ihm getragenen Antheridium bereits angelegt ist, während an der entgegengesetzten Seite des Knotens die Abgrenzung der peripherischen Zellen noch nicht beendet ist. Die Zertheilung der peripherischen Zellen *u* geht in allen Segmenten in gleicher Weise vor sich, indem durch eine Querwand in dem vorgewölbten Theil die Zelle in eine Vegetationsspitze und eine Basalzelle getrennt wird. Die letztere wird direct zum Basalknoten des Blattes. In der Figur 43 *B* ist in dem dargestellten Längsschnitt an dem älteren der beiden Knoten rechts eine Blattanlage getroffen, in welcher lediglich erst die Theilung nach der Formel $u = v' + g'$ erfolgt ist, links dagegen ist in dem gezeichneten Schnitt das in der Entwickelung vorauseilende Blatt I median längs getroffen. Die Blattspitze ist fortgelassen. Unter dem bereits stark verbreiterten Blattinternodium *i'* liegt eine Gruppe von Zellen, der Basalknoten des Blattes, welcher

Digitized by Google

aus der Zelle g' hervorgegangen ist. Das Segment u'_1 dieses Basalknotens hat seine freie Oberfläche bereits als Vegetationspunkt des Achselsprosses emporgewölbt und dadurch die Spitze des Hauptsprosses merklich gegen die Rückseite des Knotens hinübergeschoben. Ganz wie bei Nitella gracilis wird also auch hier die basale Zelle bei der ersten Blattheilung g' direct zum Basalknoten und das erste Segment dieses Basalknotens bildet im Blatt I direct den Vegetationspunkt des Achselsprosses. Bezüglich der übrigen peripherischen Segmente, welche im Basalknoten der Blätter entstehen, ist zu bemerken, dass hier in der Regel der Kranz dieser Zellen rings um die Blattbasis herumreicht, während bei Nitella gracilis und auch bei Nitella syncarpa der Ring nach unten offen bleibt, so dass die centrale Zelle des Basalknotens c' an der Blattunterseite bis an den Knotenumfang reicht.

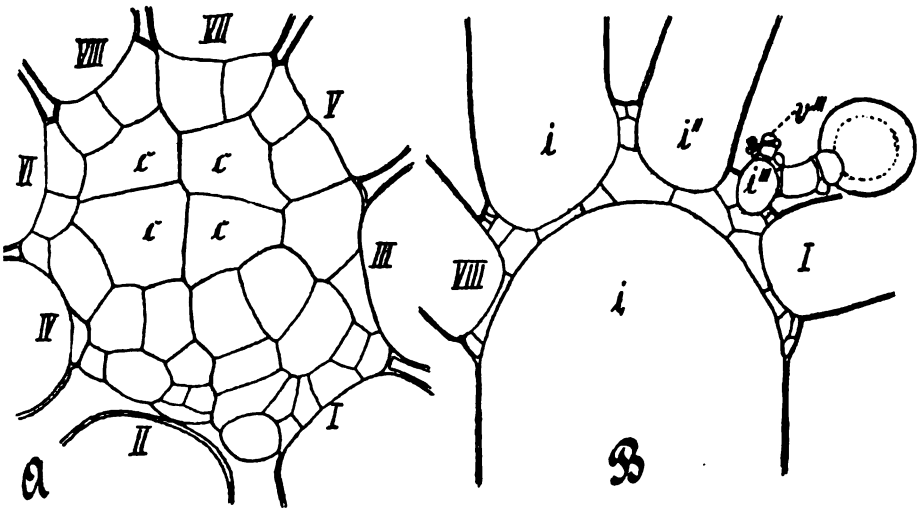


Fig. 44. Nitella cernua. *A* Querschnitt eines jungen Sprossknotens. 100/1. *B* medianer Längsschnitt eines Sprossknotens. 34/1.

Wir verfolgen nun zunächst die Weiterentwickelung der Zelle u'_1 in dem Blatt I. Sie theilt sich in $v'' + g''$, wobei wiederum g'' direct zum Basalknoten des Achselsprosses wird, während v'' in der Folge nach dem Theilungsgesetz

$$V = v + (k + i)$$

die Wachsthumsverhältnisse des Hauptsprosses wiederholt. Die Zertheilung des Basalknotens des Hauptsprosses beginnt normal mit der Halbirungswand. Die Anlage der peripherischen Zellen beginnt an

Digitized by Google

der zum Blatt gewendeten Seite. Eine oder einige dieser peripherischen Zellen im Basalknoten des Achselsprosses werden zu Vegetationspunkten von Seitensprossen zweiter Ordnung, aus deren Basalknoten unter günstigen Bedingungen wiederum Seitensprosse höherer Ordnung hervorgehen können. In Figur 44 *B* ist der Längsschnitt eines noch jungen Sprossknotens dargestellt, welcher das erste Blatt und seine Achselprodukte median getroffen hat. *i*, *i* sind die angrenzenden Hauptsprossinternodien, von denen das obere durch die Entwickelung des Achselsprosses nach der Knotenrückseite, d. h. gegen das Blatt VIII merklich verschoben ist. I ist das erste Internodium des Hauptblattes. Aus dem Segment u'_1 seines Basalknotens hat sich der normale Achselspross entwickelt, von dem der Basalknoten und ein Stück des ersten Internodiums i'' in der Figur zu sehen sind. Aus einer nach dem Blatt I hin gelegenen peripherischen Zelle dieses Basalknotens ist eine Sprossanlage zweiter Ordnung hervorgegangen, deren unteres Internodium mit i''' und deren Scheitelzelle mit v''' in der Figur bezeichnet sind. Der erste Knoten dieses Sprosses hat bereits seinen Blattquirl angelegt, das in der Entwickelung voraufeilende Blatt I trägt an der Spitze schon ein junges Antheridium, und in seiner Achsel erkennt man schon deutlich die Anlage eines Sprossvegetationspunktes, welche aus dem ersten Segment seines Basalknotens entstanden ist. Die übrigen peripherischen Zellen im Basalknoten des Achselsprosses dagegen verhalten sich ebenso wie die nicht primären Segmente der Blattbasis, sie theilen sich wiederholt, indem an der freien Oberfläche kleinere Zellen von einem im Innern liegenden Reststück abgeschnitten werden. Indem infolge der bedeutenden Erweiterung der anstossenden Hauptsprossinternodien die freie Oberfläche sich fortgesetzt vergrössert, gewinnen die so entstandenen Zellen u'' und u''' Raum zum Wachsthum und ermöglichen fortgesetzt Theilungen in derselben Weise, so dass endlich rings um die Blattbasen und Seitensprosse überall, wo das Gewebe des Knotens die Oberfläche erreicht, das kleinmaschige Parenchym zustande kommt, dessen Vorhandensein an erwachsenen Knoten die Deutung der Zellen erschwert. Die Oberfläche dieses Parenchyms wird also von peripherischen Zellen höchster Ordnung u^n gebildet, darunter liegen die Reststücke der Zellen *u* nächstniederer Ordnung und so fort bis zurück auf die Reststücke der ursprünglichen peripherischen Zellen des Blattknotens, welche die centrale Zelle *c'* der Blattbasis direct umgeben. Ueber das Verhalten dieser centralen Zellen habe ich noch einiges hinzuzufügen. Die centralen Zellen der Hauptsprossknoten *cl* und *cr*

Digitized by Google

theilen sich wie bei den übrigen Nitellen auch bei unserer Pflanze nachträglich in mehrere Stücke. In dem Querschnitt eines noch verhältnissmässig jungen Knotens in Figur 44 sind z. B. vier Zellen *c* vorhanden, in älteren Knoten trifft man nicht selten die doppelte Zahl und mehr an. Während nun aber bei Nitella gracilis und Nitella cernua die centrale Zelle *c'* der Blattknoten ungetheilt bleiben, theilen sich die gleichen Zellen bei Nitella cernua, entsprechend der enormen Ausdehnung des Querdurchmessers der Blattbasis, im Laufe der Entwickelung ein- oder meist mehrmals durch Halbirungswände, so dass auch dadurch die Zahl der Zellen im Basalknoten des einzelnen Blattes noch wesentlich erhöht und die Uebersicht erschwert wird.

Es wäre für mich von besonderem Interesse gewesen, die Regenerationsfähigkeit der Sprossknoten von Nitella cernua experimentell prüfen zu können, dazu fehlte mir aber das lebende Material. Die Untersuchung der normalen Sprosse ergab darüber nur, dass die Zahl der verhandenen Seitenknospen in der Achsel des Blattes I unter Umständen, durch die Entstehung neuer Anlagen aus den Basalknoten des primären Achselsprosses und seiner Abkömmlinge recht bedeutend werden kann, die Oberflächenvergrösserung infolge des Anschwellens der Internodien gewährt fortgesetzt Raum für Neubildungen, und indem einige dieser Anlagen sich direct als Seitenachsen erheben, andere als Ausläufer im Boden den Ausgangspunkt für neue Sprossgenerationen abgeben, ist sicher für die vegetative Ausbreitung der Pflanze aufs Beste gesorgt. Ob aber nicht neben den normalen Sprossen auch Zweigvorkeime vorkommen können, oder ob nicht etwa bei Zerstörung aller normalen Vegetationspunkte die Pflanze die Fähigkeit zur Erzeugung neuer Sprossanlagen auf dem Wege der Vorkeimbildung besitzt, das zu entscheiden, muss späterer Untersuchung vorbehalten bleiben.

Digitized by Google

IV. Tolypella.

Die von mir untersuchten Arten der Gattung Tolypella schliessen sich hinsichtlich der Entwickelungsgeschichte ihrer Vegetationsorgane und des Baues der Sprossknoten sehr nahe an Nitella syncarpa und ihre nächstverwandten Gattungsgenossen an. Die ersten Theilungsstadien der jungen Knotenzellen zeigen auch hier eine deutliche Förderung der Vorderseite, die durch die vorauseilende Entwickelung der Segmente u_1 und u_2 auch an älteren, aber noch nicht völlig ausgewachsenen Knoten besonders deutlich wahrnehmbar wird. Die stammeigenen Knotenzellen *cl* und *cr* erfahren wie bei den Nitellen einige Halbirungstheilungen. Die Segmentzellen sind normal in der Sechszahl vorhanden, ausnahmsweise mögen an kräftigen Sprossen deren 7 oder 8 auftreten. Aus den Zellen u_3, u_4 etc. entstehen Blätter mit normalen Basalknoten. Die peripherischen Zellen dieser Blattbasalknoten sind aber gewöhnlich allseitig entwickelt, so dass die Centralzelle der Knoten c' nirgend ein Stück freier Oberfläche besitzt. Noch in einer andern Beziehung weichen die Basalknoten der Blätter III, IV etc. bei den Tolypellen von den gleichnamigen Gebilden der Nitellen ab. Ihre peripherischen Zellen zeigen nämlich besonders in der fertilen Region des Sprosses eine bei den Nitellen nicht gewöhnliche Entwickelungsfähigkeit. Sie werden schon früh zu accessorischen Blättchen, welche Geschlechtsorgane tragen, oder zu blattähnlichen Strahlen, welche ein endständiges Antheridium tragen, oder aber direct zu Oogonien.

Migula gibt an, dass diese accesorischen Bildungen stets in der Achsel des Hauptblattes entstehen, nur gelegentlich durch frühzeitige Verschiebung der Zellen auf die Seite gerückt erscheinen. Bei Tolypella intricata und Tolypella nidifica, welche ich zur Untersuchung verwendete, habe ich diese Angaben nicht bestätigt gefunden, vielmehr sah ich sehr häufig auch die seitlich gelegenen peripherischen Zellen der Blattbasen zu accessorischen Blättern oder zu Geschlechtsorganen sich entwickeln, ja nicht selten entsprangen die Antheridienstrahlen oder Oogonien, und zwar von ihrer ersten Anlage an, direct

Digitized by Google

aus der der Achsel gegenüberliegenden unteren Seite des Blattbasalknotens, wie das aus der Figur 5 auf Tafel IV, welche einen Sprossgipfel von Tolypella intricata darstellt, ohne Weiteres ersichtlich ist.

Auf die weitere Ausbildung der Quirlblätter, welche die Tolypellen hauptsächlich von den Nitellen unterscheidet und mit der Blattbildung der Charen eine gewisse Aehnlichkeit aufweist, soll an dieser Stelle nicht näher eingegangen werden. Dagegen ist es nöthig, die Entwickelung der Sprossknotensegmente u_1 und u_2 noch kurz zu betrachten. An erwachsenen Knoten von Tolypella stehen in der Regel zwei Achselsprosse, wie in Figur 6 auf Tafel IV erkennbar ist. Die Abbildung stellt einen Sprossknoten von Tolypella nidifica von oben gesehen dar. Aus dem Verlauf der in der Figur hervorgehobenen und durch Zahlen in der bekannten Weise bezeichneten ersten Theilungswänden des Hauptsprossknotens lässt sich ersehen, dass jedem der Segmente u_1 und u_2 je einer dieser Sprosse, Spr. I und Spr. II, angehört. Ausser dem Seitenspross, dessen Insertion in der Figur durch einen Kreis angedeutet ist, sehen wir aus jedem der Segmente auch noch zwei seitliche Organe entspringen, von denen nur die Basalstücke gezeichnet sind. In dem speciellen Fall, der für die Figur 6 zur Vorlage diente, waren diese vier seitlichen Organe ohne Ausnahme Blätter mit normaler Verzweigung, welche Geschlechtsorgane trugen. Wir haben also hier genau dasselbe Verhalten wie bei Nitella syncarpa und können dementsprechend diese vier Blätter, wie in der Figur geschehen ist, mit I und I*, II und II* bezeichnen und können nun die Figur 6 in allen Theilen direct vergleichen mit der Darstellung eines Sprossknotens von Nitella syncarpa, welche in Figur 41 pag. 91 gegeben wurde. Ein rein äusserlicher Unterschied kann darin gefunden werden, dass bei Nitella die Blätter I und II normaler Weise kräftiger sind als I* und II*, dass dagegen bei Tolypella nidifica in der Regel das umgekehrte Verhältniss statthat.

Nicht immer entstehen, wie in der Figur 6 Taf. IV, zwei Blattanlagen unterhalb der Seitensprosse im Knoten von Tolypella, bisweilen tritt an Stelle eines derselben ein Antheridienspross. Dieser Fall ist in Figur 7 auf Tafel IV dargestellt. Die Abbildung zeigt einen noch ziemlich jungen Sprossknoten von Tolypella intricata von oben. Das obere Internodium ist fortgeschnitten, in der Höhlung seiner Basis sieht man zwei stammeigene Knotenzellen, *cl* und *cr*, welche noch keine weitere Halbirungstheilung erfahren haben. Die Zellfolge der

Digitized by Google

ersten Theilungen des Sprossknotens ist aus der Bezeichnung der Quirlblätter mit Zahlen leicht zu entnehmen. Aus dem Segment u_1 sind ausser der noch jungen Anlage des Seitensprosses Sp. I zwei Blätter, I und I*, hervorgegangen, von denen wiederum das hintere, I*, das kräftigere war. Von den Provenienzen des Segmentes u_2 zeigt die Figur nur die Basis des Sprosses Sp. II und das Antheridium *An*, welches an Stelle des Blattes II* steht und dementsprechend bezeichnet ist. Das Blatt II war in dem gezeichneten Präparat noch sehr klein und wird durch die Basis des Seitensprosses vollkommen verdeckt. Uebrigens fehlt es für das Auftreten eines Geschlechtsorganes an Stelle eines Blattes in einem der seitensprossbildenden Segmente des Sprossknotens von Tolypella auch bei Nitella syncarpa nicht an einem Analogon. Ich habe auf S. 90 den Fall beschrieben und durch eine Abbildung belegt, dass bei Nitella syncarpa unterhalb des aus dem Segmente u_1 eines Sprossknotens entspringenden Seitensprosses, also an Stelle des Blattes I*, ein Oogonium steht.

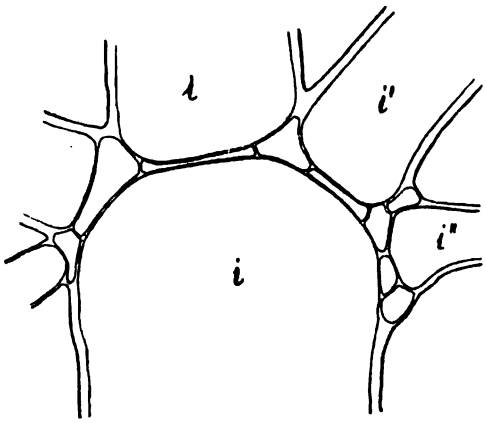


Fig. 44a. Tolypella nidifica. Längsschnitt eines Hauptsprossknotens. Die Basis des Seitensprosses I ist median getroffen. *i*, *i* Internodien des Hauptsprosses, *i'* unterstes Internodium des Seitensprosses, *i''* unterstes Internodium des Blattes I*, welches aus dem Basalknoten des Seitensprosses entspringt. (64/1.)

Interessant ist übrigens an dem in Figur 7 auf Tafel IV dargestellten Sprossknoten von Tolypella intricata auch noch das Verhalten der Segmente III und IV. In beiden ist die Blattanlage noch sehr in der Entwickelung zurück. Durch eine in der Figur nicht sichtbare Wand ist die Blattspitze von dem Basalknoten des Blattes abgetrennt worden. Die Blattspitze tritt erst als kleines einzelliges

Digitized by Google

Höckerchen über die Knotenoberfläche hervor, aus dem Basalknoten aber hat sich bereits je ein Antheridienstrahl entwickelt, der hier gerade aus einer Zelle u' der Unterseite des Knotens hervorgeht.

Ueber den Gang der Entwickelung der seitlichen Organe aus den Segmenten u_1 und u_2 im Sprossknoten der Tolypellen ist schwer Aufschluss zu erlangen. Es schien nur indess die Reihenfolge der Entstehung hier eine wesentlich andere zu sein als bei Nitella syncarpa. Bei der letzteren entsteht, wie in einem früheren Abschnitt eingehend erörtert wurde, zuerst das Blatt I resp. II und dann neben demselben nach hinten zu simultan die Anlage des Seitensprosses und des ihn deckenden Blattes I* resp. II*. Bei Tolypella scheint dagegen der Seitenspross als primäres Gebilde aufzutreten, aus dessen Basalknoten sich Blatt I und I* beziehungsweise II und II* als seitliche Bildungen entwickeln.

Der durch die Basis eines Seitensprosses geführte Längsschnitt eines Sprosses in Figur 44 *a* zeigt uns demgemäss unterhalb des unteren Internodiums i' des Seitensprosses einen flachen Basalknoten, aus dessen unterer Peripherie sich das Blatt erhebt, an seiner Basis gleichfalls einen Knoten tragend. Dieses Blatt mit seinem Basalknoten ist also anzusehen als das Produkt einer peripherischen Zelle u' in dem Basalknoten des Seitensprosses. Wir werden später noch Veranlassung haben, auf diesen Punkt zurückzukommen.

Ueber die Regenerationsfähigkeit der Sprossknoten von Tolypella habe ich meine Untersuchungen noch nicht zum Abschluss bringen können. Für die Mittheilung dessen, was sich an cultivirten Exemplaren über diesen Punkt eruiren liess, wird sich später noch Gelegenheit bieten.

Digitized by Google

V. Lamprothamnus alopecuroides.

Lamprothamnus alopecuroides zählt mit zu denjenigen Arten, welche bei oberflächlicher Untersuchung am meisten die Ansicht zu bestätigen scheinen, dass die Zellanordnung in den Sprossknoten keine bestimmte Gesetzmässigkeit erkennen lasse. Man braucht nur die leicht sichtbaren Basalknoten einiger Blätter an einigen durchsichtig gemachten Sprossknoten derselben Achse zu vergleichen, um

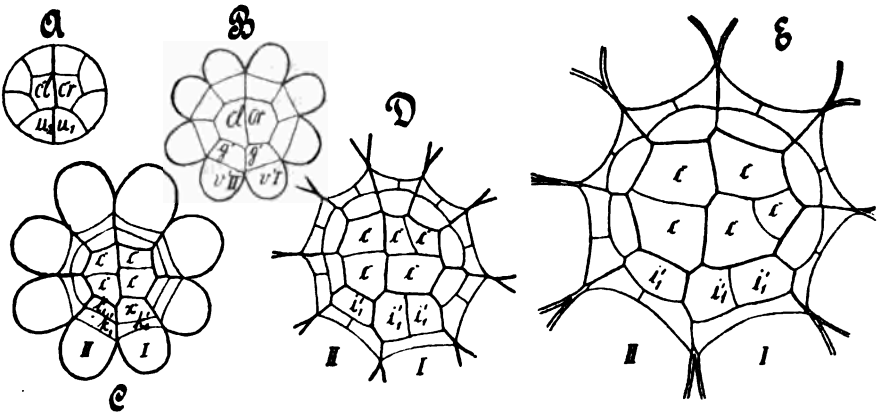


Fig. 45. Lamprothamnus alopecuroides. *A—E*, Die fünf jüngsten Knoten eines Sprossgipfels im Querschnitt. 200/1.

zahlreiche unter sich unähnliche Bilder zu bekommen, deren Zellenanordnungen scheinbar regellos und von Fall zu Fall wechselnde sind. Die Zellbilder der Blattbasen sind dabei so ganz anders zusammengesetzt als diejenigen der bisher besprochenen Nitellen und Tolypellen, dass eine Zurückführung derselben auf die Bildungsgesetze, welche bei jenen Arten übereinstimmend die Zelltheilungsvorgänge beherrschen, geradezu unmöglich erscheint. Anders ist das freilich, wenn wir die

Digitized by Google

Entwickelungsgeschichte der Sprossknoten verfolgen. Wir sehen dann, dass auch hier ohne Zwang dasselbe Schema und dieselbe Buchstabenbezeichnung Anwendung finden kann, welche wir bei der Untersuchung der Nitellen einführten, dass auch beim Aufbau der Sprossknoten von Lamprothamnus die gefundene Gesetzmässigkeit, abgesehen von unwesentlichen durch die besonderen Umstände erklärbaren Arteigenheiten keine Ausnahmen erleidet.

In Figur 45 sind Querschnittbilder der fünf jüngsten Knoten eines Sprosses nach Mikrotomschnitten dargestellt. Für denjenigen, der meinen Ausführungen bis hierher aufmerksam gefolgt ist, bedürfen dieselben kaum eines Commentars. Wie die Figur *A* ergibt, erfolgt bei Lamprothamnus die Zerlegung der Urzelle des Knotens in stammeigene und peripherische Zellen genau wie bei den vorherbesprochenen Arten nach dem Gesetz:

$$k = hr + hl$$
$$= (cr + cl) + (u_1 + u_2 + \ldots + u_n)$$

Die stammeigenen Zellen *cr* und *cl* theilen sich entsprechend ihrer zunehmenden Flächenausdehnung durch senkrechte Wände weiter, so dass im erwachsenen Knoten 4, 5 oder noch mehr stammeigene Zellen *c* zu finden sind; sie verhalten sich also genau ebenso wie die entsprechenden Zellen der Nitellen. Peripherische Zellen sind gewöhnlich zu achten vorhanden. Diese Zahl ist aber nicht durchaus constant, die Abbildung *D* zeigt z. B. in der rechten Knotenhälfte fünf, im Ganzen also neun Blattanlagen.

Wir lassen nun vorerst wieder das Segment u_1 unberücksichtigt und verfolgen zunächst die Entwickelungsgeschichte der übrigen, welche sich übereinstimmend verhalten. In der Figur *B* sind sämmtliche Blattanlagen nach dem Gesetz $u = v^1 + g^1$ durch eine Perikline in eine Scheitelzelle und eine erste Gliederzelle zerlegt. Die Gliederzelle g', welche bei den Nitellen direct zum Basalknoten des Blattes wird, theilt sich hier nochmals durch eine Perikline in eine innere keilförmige und in eine äussere scheibenförmige Zelle. Die letztere der beiden bildet die Urzelle des Basalknotens. Offenbar entspricht also das Auftreten dieser zweiten Theilungswand dem für die Theilung der Sprossglieder geltenden Gesetz: $g = k + i$. Das basale Blattglied g' wird in eine Internodialzelle i'_1 und in eine Knotenzelle k'_1 zerlegt. In der Figur *C* sind die Zellen des Segments II dementsprechend bezeichnet und für die übrigen Segmente gilt, wie aus der Abbildung ohne Weiteres hervorgeht, dieselbe Regel. Die Zellen i'_1, welche auf diese Weise gebildet wurden, erfahren wie alle Internodialzellen keinerlei weitere Ent-

Digitized by Google

wickelung, welche zur Bildung neuer Vegetationspunkte führen könnte. Sie wachsen auf ihre definitive Grösse heran, ohne dass überhaupt eine weitere Zelltheilung stattfindet.

Die in den Segmenten angelegten Basalknoten k'_1 verhalten sich auch in der weiteren Entwickelung in allen wesentlichen Punkten übereinstimmend. Machen wir uns zunächst mit der Form der Zelle k'_1 etwas näher bekannt. Bei den Nitellen besitzen die Basalknoten während ihrer Entwickelung und im ausgewachsenen Zustande in der Tangentialebene des Hauptsprosses annähernd kreisförmigen Umriss. Bei Lamprothamnus ist das in der Regel nicht der Fall. Anfänglich treten freilich auch hier die Blattanlagen als halbkugelige Höckerchen über die Oberfläche des Knotenumfanges hervor, aber indem die Ausdehnung der Blattbasis schneller fortschreitet als die Zunahme des Knotenumfanges, wird der Umriss derselben oval. Die Blattbasen erscheinen gewissermassen durch den gegenseitigen Druck seitlich zusammengedrückt, so dass ihr Durchmesser in der Richtung der Längsachse des Sprosses oft fast das Doppelte des Querdurchmessers beträgt. In einem gewissen Zusammenhang mit dieser Erscheinung steht es, dass die erste Theilungswand in der jungen Blattanlage sich nicht ringsherum an die freie Oberfläche der Vorwölbung ansetzt. Die Blattanlagen stehen so dicht gedrängt am Knotenumfang neben einander, dass sie sich seitlich mit grösserer Fläche berühren und dass die erste Perikline in jeder Anlage seitlich statt freie Oberfläche diese Berührungsfläche trifft. Die Abbildungen der Figur 45, in denen ja die Blattbasen quer geschnitten sind, ergeben das ohne Weiteres. Oben und unten nach den Hauptsprossinternodien zu besitzt natürlich die abgeschnittene erste Gliederzelle g'_1 schmale Stücke freier Oberfläche, welche bei dem nächsten Zelltheilungsschritt nach dem Gesetz $g = k + i$ ganz der Knotenzelle zufallen, während die Internodialzelle allseitig ins Innere des Zellkomplexes eingeschlossen ist. Die eben angelegte, zu weiterer Entwickelung befähigte, basale Knotenzelle jedes Blattes ist also eine flache, scheibenförmige Zelle mit ovalem Umriss, welche an ihren Schmalseiten oben und unten bandförmige Stücke freier Oberfläche besitzt. Begrenzt wird diese Zelle nach rückwärts, d. h. nach dem Innern des Sprossknotens zu, von der zugehörigen Internodialzelle und von den angrenzenden Hauptsprossinternodien, seitlich von den Basalknotenzellen der benachbarten Segmente und nach vorne von dem Vegetationsscheitel des Blattes resp. von einer aus demselben hervorgegangenen Zelle. Wir können die Figur 46 benützen, um von diesen eigenartigen Raumverhältnissen

Digitized by Google

eine anschauliche Vorstellung zu gewinnen und zugleich auch die Weiterentwickelung des Basalknotens kennen zu lernen.

Der in der Figur 46 *B* dargestellte mediane Längsschnitt einer Sprossspitze zeigt unterhalb der Scheitelzelle *v* drei durch Internodialzellen *i* getrennte Knoten in verschiedenen Entwickelungsstadien. Die Höhe der Blattanlagen nimmt nach unten hin schnell zu, sie beträgt im zweiten Knoten etwa doppelt so viel, im dritten fast dreimal so viel als in dem jüngsten Knoten. Der Durchmesser der Internodien und dem entsprechend der Umfang der Knoten nimmt dagegen viel langsamer zu. Da die Figur sorgfältig mit der Camera bei 200maliger Vergrösserung gezeichnet wurde, so können wir aus derselben leicht absolute Werthe gewinnen. Wir gehen dabei von der wahrscheinlichsten Annahme aus, dass die Zahl der Blattanlagen in allen drei Knoten dieselbe und zwar gleich acht ist.

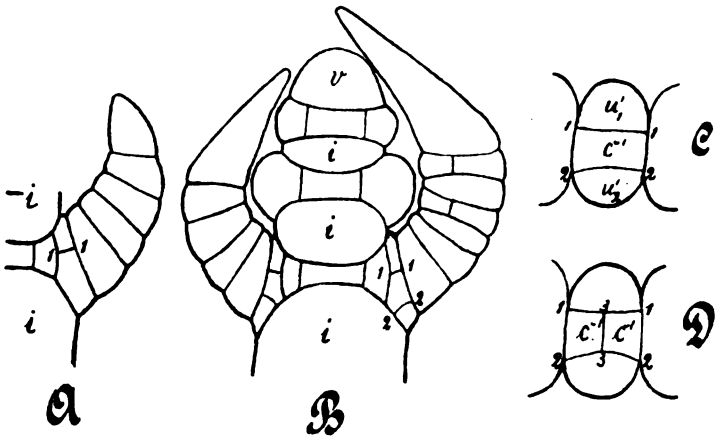


Fig. 46. Lamprothamnus alopecuroides. *A* medianer Längsschnitt eines Blattes. *B* medianer Längsschnitt einer Sprossspitze. *C*, *D* Vorderansicht des Basalknotens junger Blätter. 200/1.

Der Durchmesser des jüngsten Knotens beträgt oben 12,5, unten 13,5 mm, im Durchschnitt 13 mm, woraus sich die absolute Grösse des Durchmessers auf 65 μ, der mittlere Umfang des jüngsten Knotens auf 204 μ berechnet. Für jede der acht Blattbasen ist also eine Breite von 25,5 μ zur Verfügung. Die Höhe der Blattbasen beträgt in diesem Knoten in der Zeichnung 5,5 mm, absolut also 27,5 μ, so dass die Blattbasen in ihrem Umfang nur erst wenig von der Kreisform abweichen. Im zweiten Knoten bekommen wir als mittlere Grösse des Knotenumfanges auf dem gleichen Wege 220 μ für jedes Blatt, als

Digitized by Google

Querdurchmesser der Basis 27,5 μ. Die Höhe beträgt aber schon 47,5 μ, so dass schon hier eine wesentliche Abweichung von der Kreisform vorhanden sein muss. Im dritten Knoten berechnet sich die Blattbreite auf ca. 39 μ bei einer Höhe von 65 μ, so dass also die beiden Achsen der eliptischen Blattbasis etwa im Verhältniss 3 : 5 stehen. Das gleiche Verhältniss zeigen annähernd die in Figur *C* und *D* in der Vorderansicht dargestellten Blattbasen. Später ändert sich das Verhältniss dadurch, dass das Wachsthum des Knotenumfangs die Ausdehnung der sich ihrer definitiven Ausbildung nähernden Blattbasis wieder überholt. An ausgewachsenen Knoten sind die Blattbasen bisweilen fast annähernd kreisrund, und nicht selten rücken dieselben durch diese Wachsthumsverschiebung, obwohl sie in ihrer Jugend unmittelbar aneinander gedrängt waren, eine kurze Strecke weit auseinander, so dass zwischen ihnen die Zellen der Basalknoten an freier Oberfläche gewinnen.

Die eigenthümliche Form und Lagerung, welche die Urzelle des Basalknotens während ihrer jugendlichen Entwickelung besitzt, beeinflusst nun in besonderer Weise die Zellbildung im Innern derselben. Peripherische Zellen, welche Vegetationspunkte liefern, können in dem Knoten nur dort entstehen, wo freie Aussenwand die Entwickelung ermöglicht, d. h. also nur oben und unten in der ovalen Zelle. Es werden desshalb in der Regel auch nur zwei peripherische Zellen gebildet, je eine an jedem der mit freier Aussenfläche versehenen Enden der scheibenförmigen ovalen Urzelle. Zuerst entsteht als u'_1 die obere peripherische Zelle. Die Wand, welche sie von der Restzelle abtrennt, ist in den Abbildungen der Figur 46 mit 1—1 bezeichnet. Dieselbe verläuft in der oberen Hälfte des Ovals ziemlich geradlinig von rechts nach links, indem sie sich nach rückwärts in ihrem ganzen Längsverlaufe an die Wand der Internodialzelle i'_1 ansetzt. Die zweite peripherische Zelle u'_2 liegt der ersten gegenüber in der unteren Hälfte der Urzelle des Knotens. Sie wird durch eine gleichfalls fast geradlinig den Knoten durchquerende Wand (2—2 in den Figuren) von der Restzelle c' abgetrennt. Da diese Wand nach rückwärts schräg absteigend an die Wand des unteren Hauptsprossinternodiums ansetzt, so steht die zweite peripherische Zelle mit der Zelle i'_1 nicht in unmittelbarer Verbindung. Sie entwickelt sich in der Folge genau ebenso wie alle peripherischen Zellen an den oberen Knoten steriler Blätter, d. h. sie theilt sich durch eine in Beziehung auf das Blatt tangentiale Wand in eine innere und eine äussere Zelle. Die letztere ist eine peripherische Zelle u'', wie wir sie ja auch in einzelnen der Segmente u'

Digitized by Google

der Blattbasen bei den Nitellen auftreten sahen. Sie stellt einen Vegetationspunkt dar, welcher sich zu einem einzelligen Blättchen entwickelt. Von der inneren Zelle, die wir als Reststück des Segmentes u'_2 mit c'' zu bezeichnen haben, werden gewöhnlich rechts und links von dem Vegetationspunkt des Blättchens noch weitere Zellen u'' abgeschnitten, von denen gelegentlich, wenn die Raum- und Ernährungsverhältnisse es ermöglichen, noch die eine oder andere zu einem einzelligen Blättchen auswachsen kann. Die Restzelle selber theilt sich meist entsprechend ihrer Vergrösserung beim Heranwachsen des Blättchens durch eine verticale Wand in zwei gleichwerthige Tochterzellen. Die Gesammtheit der Blättchen, welche aus dem Segment u'_2 den Blattbasen eines Sprossknotens entspringen, bilden den eigenthümlichen Stipularkranz, welcher Lamprothamnus alopecuroides auszeichnet. Ihre Zahl ist, wie sich aus der obigen Darstellung ergibt, in der Regel gleich der Zahl der Blätter, selten grösser als dieselbe.

Ich habe die Entwickelung des Segmentes u'_2 der Blattbasis zuerst geschildert, weil dieselbe verhältnissmässig einfach ist, und weil ihre peripherischen Zellen mit dem Auswachsen zu einzelligen Blättchen einen definitiven Abschluss ihrer Entwickelung erlangen. Das Segment u'_1 der Basalknoten der Blätter liefert dagegen die Vegetationspunkte, welche ihre Entwickelungsfähigkeit längere Zeit bewahren und unter günstigen Umständen Adventivbildungen entstehen lassen können. Im Grunde verläuft die Zelltheilung in dem Segment u'_1 genau so, wie sie soeben für u'_2 geschildert wurde, nur mit dem Unterschied, dass der Vegetationspunkt, der im letzteren Segment das Blättchen liefert, vorerst in Ruhe verharrt. Wir haben also in dem ausgewachsenen Segment eine Anzahl von peripherischen Zellen u'' und als Reststück des Segmentes eine Zelle c'', die sich häufig in zwei oder drei gleichwerthige und keiner weiteren Entwickelung fähige Zellen theilt. Die Analogie mit dem Segment u'_2 wird noch dadurch bestätigt, dass in älteren Knoten nicht selten je eine der Zellen u'' eines Blattbasalknotens zum einzelligen Blättchen auswächst, so dass dann dem normalen Stipularkranz des Blattwirtels ein ähnlicher, wenn auch unvollkommener Kranz von Blättchen in den Blattachseln gegenübersteht.

Wir haben nun noch einen Blick zu werfen auf das Verhalten der Zelle c'_1, des Reststückes der Urzelle des Basalknotens, welches nach Abtrennung der beiden peripherischen Segmente in der Mitte des ovalen Knotenumfanges übrig geblieben ist. Bei den Nitella gracilis und syncarpa bleibt, wie wir früher gesehen haben, dieses

Digitized by Google

Stück ungetheilt. Hier aber findet ähnlich wie bei Nitella cernua eine mehrmalige Theilung statt, so dass am ausgewachsenen Blatt statt der einen 4, 5, 6 oder selbst noch mehr centrale Zellen im Basalknoten vorhanden sind. Alle diese Zellen entbehren der Fähigkeit, Vegetationspunkte zu liefern. Wir können demnach die Theilungsvorgänge vergleichen mit den Theilungen, die die stammeigenen Knotenzellen bei den Nitellen und bei Lamprothamnus erfahren. Es handelt sich einfach um die Zerlegung der sich oft auf die 50fache Flächengrösse ausdehnenden Zelle in einzelne Zellabschnitte, einem Vorgang, dessen biologische Bedeutung offenbar in der Erhöhung der Festigkeit der Verbindung zwischen Spross und Blatt zu sehen ist. Dieses biologische Bedürfniss wird ausserdem noch dadurch befriedigt, dass die hier auftretenden Wände ebenso wie die Wand, welche das Segment u'_1 von der Restzelle c' trennt, und wie die Theilungswand der Zelle c'' in dem Segment u'_1 nachträglich sehr starke Verdickung erfahren, so dass dadurch der ausgewachsene Basalknoten einen sehr eigenthümlichen Anblick gewinnt.

Die Zertheilung der Centralzelle des Basalknotens beginnt in der Regel mit einer Halbirungswand, welche sich, wie aus der Figur *46 D* ersichtlich ist, annähernd rechtwinklig an die erstgebildeten Wände 1—1 und 2—2 ansetzt. Die späteren Theilungen stehen offenbar unter dem Einfluss der Dehnungen, welche durch die Flächenvergrösserung der Blattbasis und der betreffenden Partie der Knotenoberfläche herbeigeführt werden. Wo die Ausdehnung der Blattbasis gleichmässig erfolgt, gehen die weiteren Theilungen in derselben Weise vor sich wie in den stammeigenen Zellen eines Sprossknotens, d. h. die aufeinander folgenden Wände stehen annähernd senkrecht aufeinander. Einen solchen Fall stellt uns die in Figur 47 *B* abgebildete Blattbasis dar. Die Wände, welche in diesem Basalknoten die peripherischen Segmente u'_1 und u'_2 von dem centralen Reststück c' trennen, sind entsprechend den Figuren 46 *B* und *C* mit 1—1 und 2—2 bezeichnet. In dem Segment u'_1, welches also den Zellkomplex oberhalb der Wand 1—1 bildet, sehen wir drei Zellen c'', welche durch nachträgliche, durch die sich steigernde Flächenausdehnung des Basalknotens bedingte Theilungen aus der ursprünglich einen Restzelle dieses Segmentes entstanden sind. Den mit freier Oberfläche versehenen Theil des Segmentes u'_1 nehmen die peripherischen Zellen u'' ein. Der Zellcomplex unterhalb der Wand 2—2 ist aus dem Segment u'_2 hervorgegangen. Wir sehen in demselben eine Zelle c'', neben ihr jederseits eine peripherische Zelle u'' und nach unten zu vor

Digitized by Google

derselben die Basis eines einzelligen Blättchens, welches aus einer Zelle u'' erwachsen ist.

Alle bisher nicht erwähnten Zellen in dem Basalknoten, der Abschnitt also, welcher zwischen den Wänden 1—1 und 2—2 liegt, sind als Abkömmlinge der centralen Restzelle c' in Figur 46 *C* anzusehen und dementsprechend mit diesem Buchstabenzeichen versehen. Aus der Lagerung der Zellen im ausgewachsenen Zustande kann noch die Reihenfolge der Zelltheilungen leicht ersehen werden. Zuerst trat eine senkrechte Halbirungswand auf, welche in der Figur entsprechend der Bezeichnung in Figur 46 *D* mit den Zahlen 3—3 versehen ist. Jede Halbirungszelle theilte sich in der Folge durch eine zur Richtung der grössten Längenausdehnung der betreffenden Zelle annähernd senkrechte Wand 4—4, 5—5, so dass im Ganzen vier Zellen c' entstanden. Von diesen ist die grösste, unten rechtsliegende, dann noch einmal durch die Wand 6—6 halbirt worden.

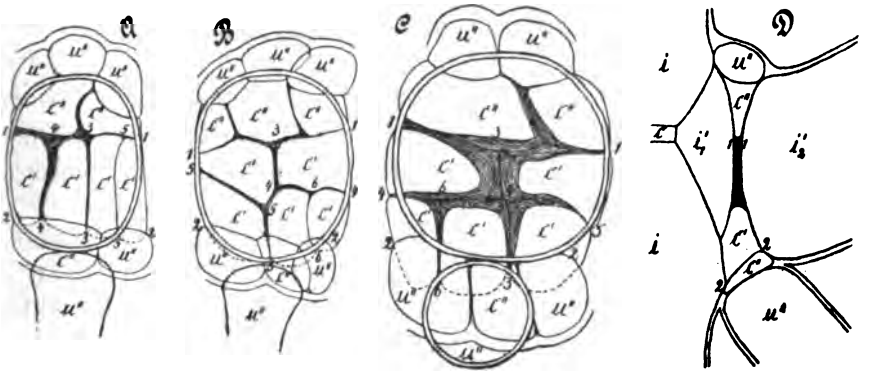


Fig. 47. Lamprothamnus alopecuroides. Zelltheilung im Basalknoten der Blätter *A*, *B*, *C* von vorne gesehen, *D* im medianen Längsschnitt. 130/1.

Ganz ähnlich ist die Zertheilung in dem etwas älteren Basalknoten in Figur 47 *C* erfolgt, welcher zugleich die enorme nachträgliche Verdickung der Theilungswände in dem centralen Reststück des Basalknotens demonstriren soll. In dem in Figur 47 *A* dargestellten jüngeren Basalknoten ist dagegen die Zerlegung der Centralzellen in anderer Weise erfolgt, so nämlich, dass die auf die Wand 3—3 folgenden Wände 4—4 und 5—5 beide mit dieser gleichlaufend vertical gerichtet sind. Die Mannigfaltigkeit der möglichen Fälle ist mit diesen wenigen Beispielen natürlich längst nicht erschöpft, man braucht nur einen Blick auf die in Figur 50 auf Seite 124 dargestellten acht Blattbasen eines einzigen Sprossknotens zu werfen, um acht

Digitized by Google

neue Beispiele für die Zertheilung der centralen Restzelle c' zu gewinnen. Und jeder weitere Knoten vermag neue Fälle darzubieten. Allen gemeinsam ist aber, dass die hier entstandenen Zellen niemals neue Vegetationspunkte liefern, dass ihre Theilungen stets Halbirungstheilungen sind. Da die Zellen c' in dem Basalknoten der Blätter einen verhältnissmässig grossen Raum einnehmen, so bedingt ihre Configuration ganz wesentlich das Bild, welches der Anblick eines Basalknotens im ausgewachsenen Zustande darbietet. Ihre wechselnde Lagerung ist also der Grund, wesswegen die Zellanordnung in dem Basalknoten der einzelnen Blätter von Lamprothamnus so verschieden ist und weshalb einem Beobachter, dem nur das fertige Objekt vorliegt, der Aufbau des Sprossknotens bei dieser Art besonders wechselnd und regellos erscheinen muss. Sehen wir aber von der nachträglichen und für die Ausbildung von Vegetationspunkten unwesentlichen Theilungen in der Zelle c' ab, so erfolgt die Zertheilung des Basalknotens der Blätter auch hier genau nach dem früher entwickelten Gesetze, welches ganz allgemein für die Blattknoten gilt:

$$k' = c' + u'_1 + \ldots u'_n,$$

wobei $n = 2$ ist, und wobei entsprechend der Vertheilung der freien Oberfläche an der Urzelle des Basalknotens die beiden peripherischen Segmente einander gegenüber an der oberen und an der unteren Seite des Knotenumfanges zu liegen kommen.

Während die Zellscheibe des Basalknotens bei der Entwickelung so mächtig an Ausdehnung gewinnt, nimmt auch die Zelle i'_1, welche die Verbindung des Basalknotens mit den stammeigenen Knotenzellen vermittelt, sehr wesentlich an Grösse zu, ohne indess, wie früher betont wurde, weitere Zelltheilungen zu erfahren. Die endgiltige Lagerung dieser Zelle im ausgewachsenen Knoten ist aus der Figur 47 *D* zu ersehen, welche einen in Bezug auf den Hauptspross radialen Medianschnitt durch eine Blattbasis darstellt. Der Basalknoten selber erweist sich in dieser Figur als dünne biconcave Scheibe. In dem Raum zwischen der Wand 1—1 und 2—2 liegt eine Zelle c' und über derselben ist eine Strecke der sehr stark verdickten Wand 3—3 (vergl. Figur 47 *C*) der Länge nach vom Schnitt getroffen. Die beiden Zellen, welche oberhalb der Wand 1—1 im Knoten liegen, gehören dem Segment u'_1 an. Beide, sowohl die peripherische u'' als die Restzelle c'', grenzen nach rückwärts an die Zelle i'_1. Das Segment u'_2 dagegen, dessen Zellen unterhalb der Wand 2—2 gelegen sind, steht mit der Internodialzelle in keinem Falle in directer Verbindung. Es ist also hier das Lagerungsverhältniss der Zellen trotz der enormen

Digitized by Google

Vergrösserung aller Elemente genau dasselbe geblieben wie bei der ersten Anlage der Wände 1—1 und 2—2 (vgl. Figur 46 *B*). Die Wand 2—2, welche bei ihrer Entstehung ein wenig schräg nach abwärts gegen die Oberwand des angrenzenden Sprossinternodiums geneigt ist, behält diese Schrägstellung auch im ausgewachsenen Sprossknoten bei, obwohl die obere Partie des angrenzenden Sprossinternodiums zugleich mit der Wachsthumsstreckung eine bedeutende Formveränderung erfährt. Die Schrägstellung der Wand 2—2 bewirkt, dass die Zellen des Segmentes u'_2 in der Vorderansicht des Basalkotens ziemlich weit über die unteren Zellen c' hinaufgreifen, was in den Figuren 47 *A, B* und *C* durch die Strichelung der unteren Wände der Centralzellen angedeutet wird.

Wir haben nun, um über die Zusammensetzung der Sprossknoten bei Lamprothamnus alopecuroides vollständig orientirt zu sein, noch die Entwickelung des Segementes u_1 zu verfolgen. Nachdem von Zelle u_1 die Vorwölbung als Scheitelzelle des Blattes I abgetrennt worden ist, tritt auch hier wie bei den übrigen Blättern in dem rückwärtsgelegenen Theilstück, das als erste Gliederzelle in der Figur 45 *B* mit g' bezeichnet ist, eine weitere Zelltheilung ein, indem durch eine Perikline der erste Blattknoten k'_1 abgetrennt wird. Die Theilungswand verläuft aber hier etwas anders als in den übrigen Blättern; während nämlich dort alle freie Oberfläche der Zelle g' dem jungen Blattknoten zufällt, bleibt in dem Segmente I ein beträchtliches Stück der freien Oberfläche in der Achsel des Blattes für die Restzelle, die wir mit x bezeichnen wollen, übrig. Die Zelle x zeigt dementsprechend ein wesentlich anderes Verhalten als die Zellen i'_1 der übrigen Segemente, welche durch einen ähnlichen Zelltheilungsvorgang entstanden sind, sie theilt sich weiter und zwar zunächst in der Weise, dass durch eine annähernd horizontale Wand der mit dem Stück freier Oberfläche versehene Theil der Zelle in der Achsel des Blattes als besondere Zelle abgetrennt wird. Diese Zelle ist die Urzelle des normalen Achselsprosses, muss also als V'' bezeichnet werden. Die Restzelle der Zelle x ist nunmehr gänzlich von Zellen eingeschlossen und liefert keine Vegetationspunkte mehr, sie theilt sich nur noch durch eine senkrechte, in Beziehung auf den Hauptspross radiale Wand in zwei gleichwerthige Zellen, welche sich in der Folge genau so verhalten wie die Zellen i'_1 der übrigen Blätter. Wir bezeichnen sie dementsprechend auch mit diesem Zeichen, wie das in der Figur 45 *D* und in den Längsschnitten der Figur 48 geschehen ist.

Digitized by Google

Gegenüber den Nitellen zeigt nach dem Gesagten Lamprothamnus bezüglich der Entstehung des normalen Achselsprosses eine sehr wesentliche Eigenthümlichkeit. Dort ist der Achselspross das Produkt des basalen Blattknotens, hier geht seine Urzelle neben dem basalen Blattknoten aus der ersten Gliederzelle des Segmentes hervor. In Formeln ausgedrückt, stellt sich die Zertheilung des Segmentes u_1 z. B. bei Nitella gracilis in folgender Weise dar:

$$u_1 = v' + g'$$
$$g' = k'_1 = c' + u'_1 + u'_2 + \ldots$$
$$u'_1 = V''$$

Für Lamprothamnus lautet dagegen die Formel:

$$u_1 = v' + g'$$
$$g' = k'_1 + i'_1 + V''$$

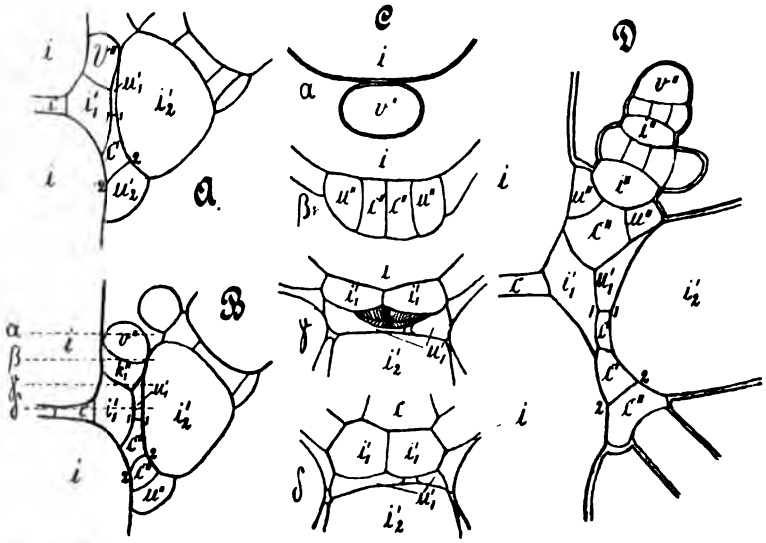


Fig. 48. Lamprothamnus alopecuroides. *A*, *B*, *D* mediane Längsschnitte durch verschieden alte Stadien des Blattes I und seines Basalknotens, *C* successive Querschnitte durch den Basalknoten des Blattes I und des zugehörigen Achselsprosses. 130/1.

Die räumlichen Beziehungen zwischen den Zellen der Blattbasis und dem Achselspross ergeben sich leicht aus den Abbildungen der Figur 48, welche uns zugleich über das weitere Verhalten der Zelle V'' Aufschluss gewähren. In der Figur *A* ist die Urzelle des Achselsprosses V'' noch ungetheilt. Die Wand, welche sie von i'_1 scheidet, verläuft etwas schräg von dem Basalknoten des Blattes nach rückwärts zu der Wand des oberen Hauptsprossinternodiums. Von

Digitized by Google

allen Zellen der Blattbasis stehen also nur die Zellen i'_1 mit den stammeigenen Zellen c des Hauptsprossknotens in directem Zusammenhang. Ich hebe das besonders hervor, weil, wie wir später sehen werden, andere Arten ein abweichendes Verhalten in dieser Beziehung aufweisen. Der Basalknoten des Blattes lässt auf dem Längsschnitt in der Figur *A* bereits die ersten beiden Theilungswände erkennen, durch welche die peripherischen Zellen u'_1 und u'_2 von dem centralen Reststück c' abgeschnitten werden. In der Figur *B* ist der Scheitel des Achselsprosses mehr über die Oberfläche hervorgetreten und eine erste Querwand hat die Anlage in die Scheitelzelle V'' und den Basalknoten k''_1 zerlegt. Ungefähr dem gleichen Entwickelungsstadium wie die Figur *B* entsprechen auch die vier in Figur *C* gezeichneten successiven Querschnitte durch das Segment I eines Sprossknotens, welche wie die übrigen Abbildungen der Figur 48 nach Mikrotomschnitten gezeichnet sind. Die Höhenlage der Querschnitte in dem Knoten ist in der Figur *B* durch vier gestrichelte Querlinien angedeutet, welche mit denselben griechischen Buchstaben bezeichnet sind wie die entsprechenden Schnitte.

Der Schnitt α hat nur das obere Hauptsprossinternodium und die Scheitelzelle des Achselsprosses getroffen. Er zeigt uns, dass in der Jugend die Sprossanlage ovalen Umriss besitzt, entsprechend dem für die erste Anlage disponibeln Raum. Später gewinnt die Sprossbasis infolge des Wachsthums des ganzen Zellcomplexes an Raum, so dass sich ihr Umfang nachträglich der Kreisform nähert. Der Querschnitt β geht durch den jungen Basalknoten des Achselsprosses. Derselbe weist eine Halbirungswand auf, wie jeder normale Sprossknoten und in jeder Halbirungszelle ist vorerst dort, wo der meiste freie Raum vorhanden war, je eine peripherische Zelle abgetrennt worden. Der dritte Querschnitt γ hat alle drei Componenten des Zellcomplexes berührt. An das obere Hauptsprossinternodium i grenzen beiden Zellen i'_1. Dem Blattinternodium i'_2 sind nach dem Knoteninnern zu zwei aus dem Segment u'_1 des Basalknotens hervorgegangene Zellen benachbart, und zwischen diesen beiden Zellgruppen erscheint noch ein kleines Stück von dem Basalknoten des Achselsprosses, das in der Abbildung schraffirt ist. Endlich der Schnitt δ, welcher durch die stammeigenen Zellen des Hauptsprossknotens geht, liegt ganz unterhalb des Achselsprosses; er hat nur die Zellen i'_1 und einen Theil vom Basalknoten des Blattes getroffen. Dieser Querschnitt hat mit dem in gleicher Höhe geführten Querschnitt durch jeden andern nicht primären Blattknoten grosse Aehnlichkeit; er unterscheidet sich

Digitized by Google

von jenen allein dadurch, dass die verhältnissmässig grosse Zelle i'_1 durch eine radiale Halbirungswand getheilt erscheint.

Die Figur *D* zeigt einen Längsschnitt durch einen etwas älteren Sprossknoten. Der Achselspross hat bereits mehrere Blattwirtel angelegt. In seinem Basalknoten sind auch vorne und hinten peripherische Zellen sichtbar. Indem nämlich infolge des Wachsthums an der Basis des Achselsprosses allmählich mehr freie Oberfläche gewonnen wird, treten in dem Basalknoten des Achselsprosses ausser den beiden in dem Querschnitt β der Figur *C* mit u'' bezeichneten noch weitere peripherische Zellen auf, so dass normaler Weise der Kranz der peripherischen Zellen ringsherum völlig geschlossen wird.

Auch der Basalknoten des Blattes zeigt in der Figur *D* schon weitere Entwickelung. Die centrale Zelle c' ist schon in mehrere Abschnitte zerlegt, von denen im medianen Längsschnitt zwei getroffen wurden. Im Segment u'_2 sehen wir eine Restzelle c'' und eine zum einzelligen Blättchen ausgewachsene peripherische Zelle, von welcher nur das basale Ende gezeichnet ist. Im Segment u'_1 dagegen hat der Schnitt nur eine Zelle getroffen. Das Verhalten dieses Segmentes unterscheidet sich gewöhnlich etwas von dem des gleichnamigen Segmentes der übrigen Blattbasen. Dadurch nämlich, dass die sich ausdehnende Basis des Achselsprosses den Raum in der Blattachsel ausfüllt, wird die Ausbildung von peripherischen Zellen u'' in dem oberen Abschnitt des Blattknotens bisweilen gänzlich unterdrückt, das Segment u'_1 theilt sich dann nichtsdestoweniger, entsprechend der grösseren Flächenausdehnung, die es durch das Wachsthum der Blattbasis gewinnt, durch eine Halbirungswand in derselben Weise, wie es in anderen gleichnamigen Segmenten bei der Restzelle der Fall ist. Bisweilen bleibt dem Segmente u'_1 der Blattbasis seitlich neben der Basis des Achselsprosses ein Stück freier Oberfläche und es treten dann meist rechts und links neben der Sprossbasis oder auch nur einerseits peripherische Zellen u'' in dem Segmente auf. Auf dem medianen Längsschnitt ist davon natürlich nichts zu sehen, dort wird auch in diesem Falle wie in der Figur 48 *D* nur eine Restzelle des Segmentes getroffen, welche den Knotenumfang nach oben hin zwischen Achselspross und Blatt nicht erreicht. Endlich tritt auch der Fall ein, dass genau wie bei den übrigen Blättern im Segment u'_1 des Basalknotens oben in der Mitte eine peripherische Zelle zur Ausbildung gelangt. Ein solcher Fall ist in Figur 49 *A* dargestellt. Dieser letztere Fall tritt bisweilen dann ein, wenn die Urzelle des Achselsprosses, wie es an reichlich mit Geschlechtsorganen versehenen Spross-

Digitized by Google

abschnitten bisweilen geschieht, lange Zeit in einem frühen Entwickelungsstadium verharrt. Der in Figur 49 *A* im Längsschnitt gezeichnete Sprossknoten ist, wie aus dem Durchmesser des unteren Blattinternodiums geschlossen werden kann, ungefähr ebenso alt, wie der in Figur 49 *B* in der Vorderansicht gezeichnete. Während aber am letzteren der Achselspross schon seinen Basalknoten und einen ersten Blattwirtel angelegt hat, ist die Sprossanlage in der Figur *A* noch einzellig. Für das Segment u'_1 des Basalknotens des Blattes war also zur Entwickelung einer peripherischen Zelle nach oben hin genügender Raum vorhanden.

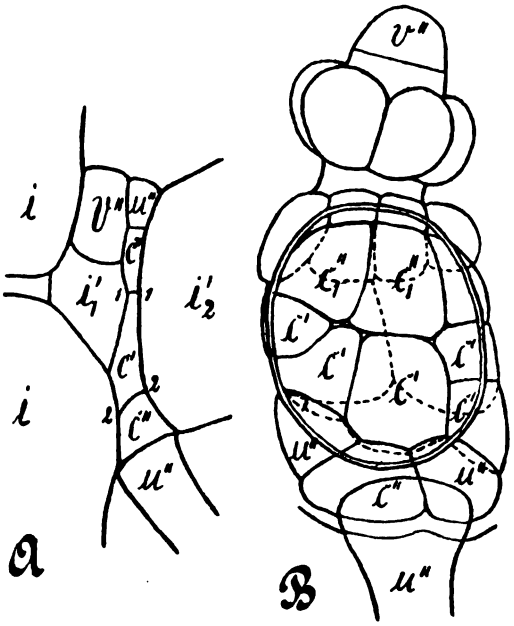


Fig. 49. Lamprothamnus alopecuroides. Basalknoten des Blattes I. *A* im Medianschnitt, *B* von vorne gesehen. 200/1.

Möge nun zum Schluss noch der seitliche Anschluss der einzelnen Blattbasen eines Hauptsprossknotens an einem concreten Beispiel demonstrirt werden. Die Figur 50 stellt die acht Blattbasen und den Achselspross eines älteren Sprossknotens neben einander dar. Wir haben diese Art der Darstellung ja schon mehrmals verwendet, so dass ich wohl nicht noch einmal nöthig habe, über die Bedeutung und die Herstellung einer solchen Figur allgemeinere Angaben zu machen. Für das Verständniss des speciellen Falles muss ich hinzu-

Digitized by Google

fügen, dass der Achselspross und die zu ihm als Basalknoten zu rechnende Zellgruppe schattirt sind. Alle im Grunde der abgeschnittenen Blattinternodien sichtbaren Zellen der Basalknoten sind mit der ihnen zukommenden Bezeichnung versehen. Alle ausserhalb des Blattumfanges liegenden oberflächlichen Zellen sind peripherische Zellen höherer Ordnung, also Zellen *u''* und deren Abkömmlinge. Je eine derselben unterhalb jedes Blattes ist zur einzelligen Stipula ausgewachsen. An den Basen der Blätter II, IV und VI finden wir auch oben, d. h. in der Achsel des betreffenden Blattes, je ein einzelliges Blättchen, von dem in der Figur ebenso wie von den Stipula der Raumersparniss wegen nur der untere Theil gezeichnet wurde. Nach den gegebenen Erklärungen ist es leicht, die Herkunft und den morphologischen Werth jeder einzelnen Zelle in dem dargestellten Knoten zu bestimmen.

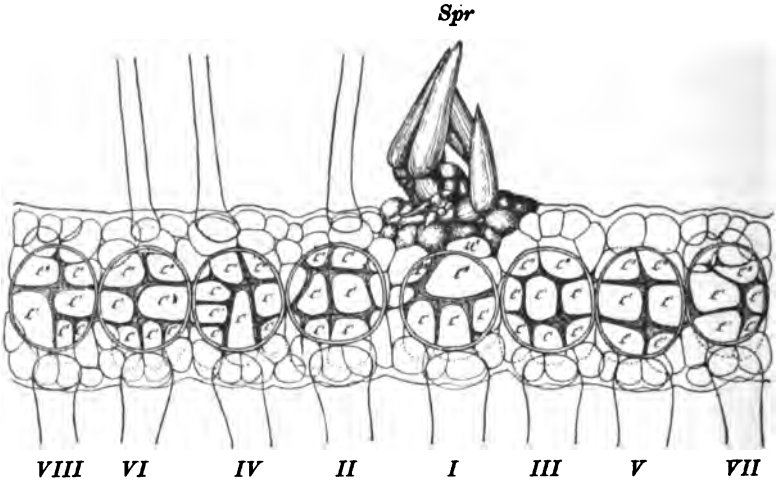


Fig. 50. Lamprothamnus alopecuroides. *I—VIII* die acht Basalknoten der Blätter eines Sprosses. *Spr* der Achselspross des Blattes *I.* 45/1.

Wir haben also hiermit auch für Lamprothamnus alopecuroides die Vorbedingung erfüllt, von welcher das Verständniss der accessorischen Bildungen abhängig ist. Die Zahl der Vegetationspunkte, welche hier im ausgewachsenen Sprossknoten zur Entstehung von seitlichen Organen Veranlassung geben können, ist im Vergleich mit den Nitellen nicht sehr gross zu nennen. In jeder Blattbasis sind nur zwei peripherische Zellen gebildet, von denen die eine u'_2, welche nach der Blattunterseite zu gelegen ist, schon während des Heranwachsens des Knotens ihre vegetative Kraft in der Ausbildung

Digitized by Google

eines einzelligen Blättchens erschöpft. Die andere peripherische Zelle der Blattbasen u'_1 bildet wohl in der Blattachsel einige wenige peripherische Zellen mit der Natur eines Vegetationspunktes aus, indess gelangen diese ruhenden Vegetationspunkte zum geringsten Theil zur Weiterentwickelung. Seitenzweige oder Zweigvorkeime sah ich in keinem einzigen Falle aus ihnen hervorgehen, auch dann nicht, wenn der normale Seitenspross experimentell entfernt wurde. Dagegen ist in der vegetativen Region der Pflanze der Fall nicht selten, dass einige dieser Zellen u'', welche aus dem Segment u'_1 der Blattbasen entstammen, zu einzelligen Blättchen nach der Art der Stipulae auswachsen, ein Fall, der durch die Blätter II, IV und VI in Figur 50 demonstrirt wird.

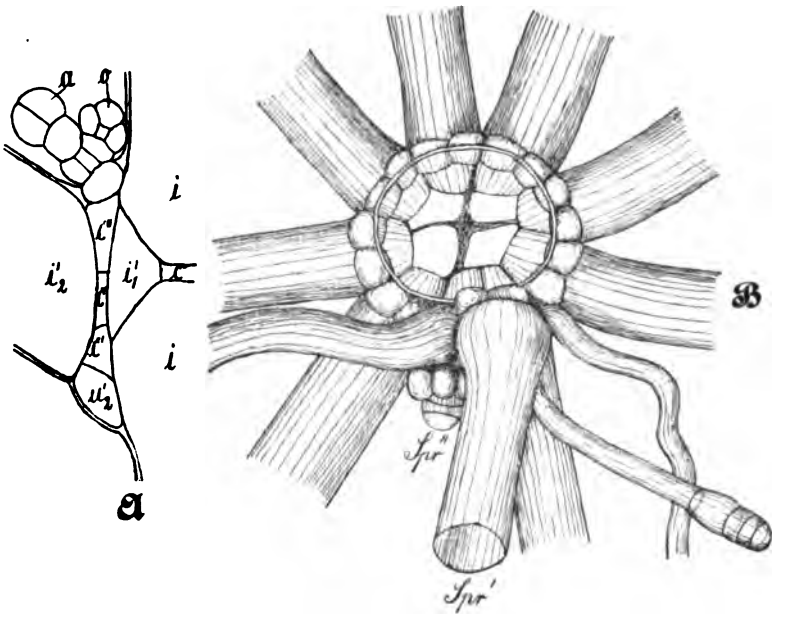


Fig. 51. Lamprothamnus alopecuroides.
A Medianschnitt einer Blattbasis mit achselständigen Geschlechtsorganen. 130/1.
B Sprossknoten von oben mit Seitenachsen und Zweigvorkeim. 64/1.

An den fructificirenden Sprossabschnitten schlagen diese Zellen bisweilen einen anderen Entwickelungsgang ein, indem aus ihnen Geschlechtsorgane, Antheridien und Archegonien hervorgehen. Für dieses Verhalten bildet die in Figur 51 A nach einem Mikrotomlängsschnitt gezeichnete Blattbasis einen Beleg. Das Segment u'_2 ist in dieser Blattbasis noch unentwickelt, während die gleichen Zellen in

Digitized by Google

den benachbarten Blattbasen desselben Sprossknotens schon zur Ausbildung einer Stipula fortgeschritten waren. Von dem Segment u'_1 ist nur die centrale Restzelle c'' mit Buchstabenbezeichnung versehen, alle in der Figur unbenannten Zellen sind aus einer Zelle u'' dieses Segments hervorgegangen; an dem so in der Blattachsel entstandenen seitlichen Organ ist die Anlage eines terminalen Antheridiums a und eines seitlichen Oogoniums o schon deutlich erkennbar.

Für die Neubildung seitlicher Achsen kommt im Sprossknoten von Lamprothamnus hauptsächlich der Basalknoten des normalen Achselsprosses in Betracht; dieser bildet mit seinen peripherischen Zellen und ihren Abkömmlingen allerdings einen nahezu unerschöpflichen Entwickelungsherd, aus dem alle Arten seitlicher Achsen hervorsprossen können. Ich habe aus der Zahl der Deckglasculturen, an denen ich die Anlage von Adventivbildungen beobachtete, einen verhältnissmässig einfachen Fall ausgewählt und in Figur 51 *B* zur Darstellung gebracht. Die Figur zeigt einen Sprossknoten von oben. Die angrenzenden Hauptsprossinternodien waren im Präparat fortgeschnitten. Dagegen blieben die Blätter, von denen in der Figur nur die basalen Enden gezeichnet sind, erhalten und zeigten in ihren Internodialzellen während der Versuchsdauer lebhafte Plasmaströmung. An dem isolirten Sprossknoten entwickelte sich zunächst der normale Seitenspross, aus seinem Basalknoten sprossten zwei Haarwurzeln hervor, die in der Dicke auffällig verschieden waren. Die dickere derselben verzweigte sich anfangs normal. Am zweiten Verzweigungsknoten bildete sich einer der Seitentriebe zu einem Zweigvorkeime aus. Nachdem der normale Achselspross im untersten Internodium und die dickere Haarwurzel mit Erhaltung des ersten Verzweigungssystems im zweiten Internodium abgeschnitten waren, gelangte aus dem Basalknoten des normalen Seitensprosses zunächst die Anlage eines weiteren radiären Seitensprosses *Spr''* der Figur zur Entwickelung; das Wachsthum dieses radiären Triebes war sehr langsam, hauptsächlich wohl, weil sich auf dem Scheitel und an den Seiten ein dichter Belag von Cyanophyceen angesammelt hatte. Bald entsprang neben dieser Anlage aus dem Sprossknoten ein Zweigvorkeim, der sich schnell über den Cyanophyceen-Belag hervorstreckte und an seiner Spitze die charakteristischen ersten Theilungen erfuhr. In diesem Stadium ist das Präparat gezeichnet worden. Wir haben also hier einen radiären Adventivspross, einen Zweigvorkeim und Haarwurzeln neben einander. Ich möchte es dem Vorhandensein der Cyanophyceen im Präparat zuschreiben, dass in dem

Digitized by Google

soeben geschilderten Fall der Sprossknoten so einfach blieb, dass besonders die Zahl der Haarwurzeln so auffallend gering war. In anderen Fällen ging aus dem Basalknoten des normalen Seitensprosses, in dem sich fortgesetzt aus den vorhandenen peripherische Zellen höherer Ordnung ausbildeten, ein complicirter Zellkörper hervor, der an seiner Oberfläche zahlreiche entwickelungsfähige Vegetationspunkte trug, und aus welchem neben den Sprossanlagen Haarwurzeln in grösserer Menge hervortraten. An abgeschnittenen Sprossknoten, welche in einem grösseren Glase zur Entwickelung gebracht wurden, drangen die Haarwurzeln in den die Bodenfüllung des Culturglases bildenden Sand ein und einige von ihnen trugen an den Wurzelknoten runde weisse Brutknöllchen, wie sie in einer früheren Abhandlung für Chara aspera eingehender beschrieben worden sind. Durch die Anlage dieser Brutknöllchen ist die Erhaltung des Lebens auch für den Fall gesichert, dass durch irgend welche Zufälligkeit die neugebildeten Sprossanlagen während der winterlichen Unterbrechung der Vegetation zu Grunde gehen.

Digitized by Google

VI. Chara stelligera.

Ueber die ersten Theilungen in Sprossknoten von Chara stelligera habe ich schon in der Abhandlung über die Wurzelknöllchen der Characeen Mittheilungen gemacht, so dass ich mich hier mit dem kurzen Hinweis auf die in der Figur 52 gegebenen Querschnittbilder begnügen kann. In den Abbildungen dieser Figur sind die Knotenquerschnitte so orientirt, dass die Vorderseite, d. h. diejenige, an welcher das Segment u_1 zur Ausbildung gelangt, nach rechts gewendet ist. Die Zellwände sind nach der Reihenfolge ihrer Entstehung mit 1—1, 2—2 u. s. w. bezeichnet.

Wir sehen, dass bezüglich der ersten Theilungen gegenüber den vorher besprochenen Arten keinerlei wesentliche Abweichungen vorhanden sind. Nach dem Auftreten der Halbirungswand wird, mit dem Segment u_1 beginnend, in der bekannten Reihenfolge ein geschlossener Kreis peripherischer Zellen abgeschnitten, welche die Urzellen der Blätter sind. Die Zahl der peripherischen Zellen ist nicht immer die gleiche. Am häufigsten werden sechs peripherische Zellen gebildet, bisweilen sind deren nur fünf oder gar vier, seltener mehr als sechs vorhanden. Von den peripherischen Segmenten liefert das zuerst gebildete u_1 ausser einem Blatt den normalen Seitenspross, die übrigen erzeugen in der Regel nur je ein Blatt und verhalten sich bezüglich der Ausbildung der basalen Zellgruppe ziemlich übereinstimmend, zeigen indess gegenüber den entsprechenden Zellen im Sprossknoten der besprochenen Nitellen einige Abweichungen. Schon sehr früh tritt in diesen blattbildenden Zellen eine perikline Wand auf, welche die Zelle nach dem Gesetz $u = v' + g'$ in eine vorgewölbte Scheitelzelle v' und eine zum grössten Theil im Sprossknoten verborgene Gliederzelle g'_1 zerlegt. Die Scheitelzelle theilt sich bald darauf ein zweites Mal nach demselben Gesetz. Die Zelle g'_1, welche in den Blättern der Nitellen direct zum Basalknoten des Blattes

Digitized by Google

wird, theilt sich hier, wie bei Lamprothamnus, noch ein Mal durch eine Perikline in eine innere Zelle i'_1 und in eine scheibenförmige äussere Zelle, welch letztere an das unterste Internodium des Blattes grenzt und zum Basalknoten auswächst. Diese Theilungsfolge der Zelle g'_1 entspricht also offenbar wieder der Theilung einer Sprossgliederzelle in Knoten und Internodium nach der Formel $g = k + i$.

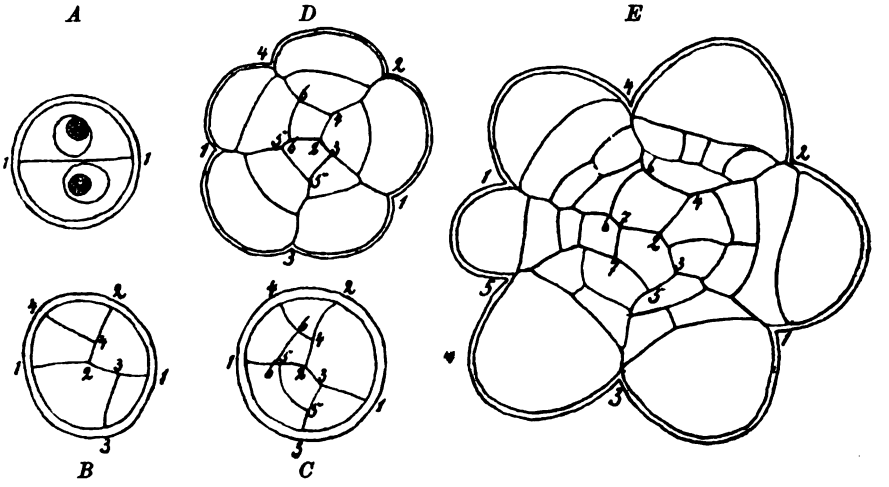


Fig. 52. Chara stelligera. Querschnitte junger Sprossknoten in aufeinanderfolgenden Entwickelungsstadien. 1—1 die Halbirungswand. 2—2, 3—3 die die Abtrennung der peripherischen Zellen bewirkenden Wände nach ihrer zeitlichen Aufeinanderfolge nummerirt. 240/1.

Die innere Zelle i'_1 bleibt in der Folge ungetheilt. Die Zertheilung der so entstandenen basalen Knotenzelle k'_1 der jüngeren Blätter von Chara stelligera ist leicht zu verstehen, wenn wir uns zunächst an den Theilungsprocess der oberen Blattknoten erinnern, welcher früher schon eingehend besprochen wurde. In den oberen Blattknoten wird, wie aus der Figur 53 leicht zu ersehen ist, ohne vorherige Halbirung eine wechselnde Anzahl peripherischer Zellen gebildet. In einzelnen Fällen, so z. B. in dem in Abbildung IX dargestellten Knoten ist der Ring der peripherischen Zellen geschlossen, die Restzelle also central gelegen, in anderen Fällen unterbleibt der letzte Theilungsschritt, so dass die Restzelle auch im ausgewachsenen Knoten noch bis an den Knotenumfang reicht. Die erste peripherische Zelle u'_1 entsteht immer an der zum Spross gewendeten, d. i. an der Ober-

Digitized by Google

fläche des Blattes. Genau so wie hier, verläuft nun auch die Zelltheilung in dem Basalknoten der Blätter II, III u. s. w. Zuerst wird an der Oberseite eine Zelle u'_1 abgeschnitten, darnach folgt rechts oder links oder beiderseits eine weitere peripherische Zelle u'_2 und resp. u'_3. Das Reststück bleibt dann in der Regel ungetheilt. Das

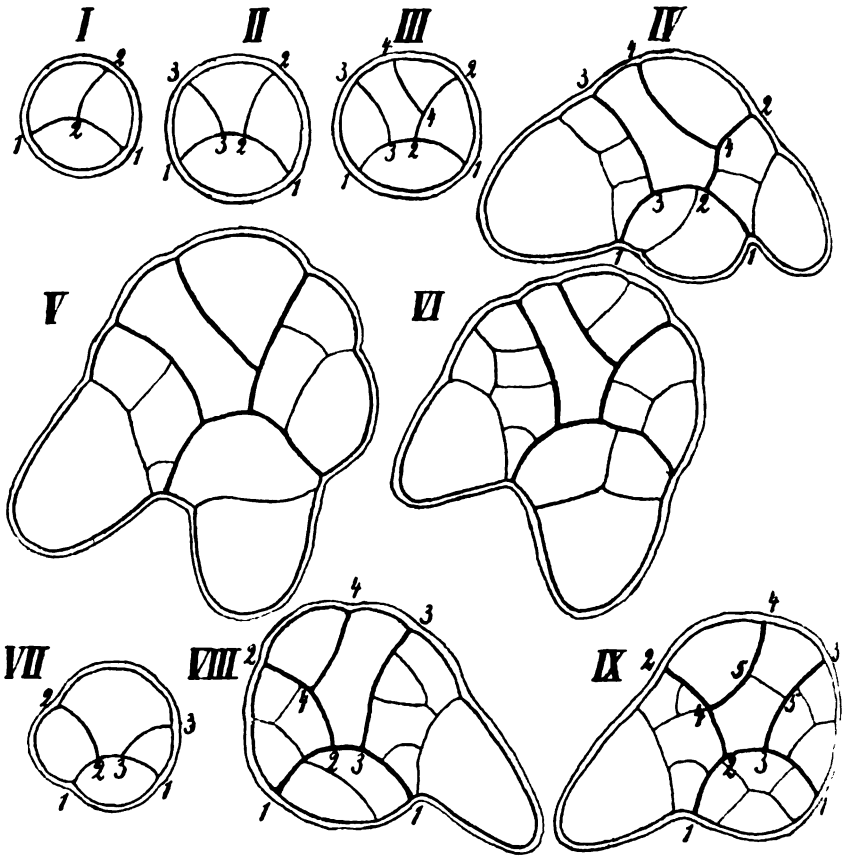


Fig. 53. Chara stelligera. Querschnitte verschieden alter Blattknoten. Die Reihenfolge der Zelltheilungen ist durch die Numerirung der Wände (1—1, 2—2 u. s. w.) angegeben. 240/1.

Segment u'_1 theilt sich weiter durch eine Halbirungswand, jede der Halbirungszellen kann eine oder mehrere peripherische Zellen höherer Ordnung u'' bilden. Auch in den peripherischen Zellen u'_2 und u'_3 treten bisweilen Halbirungswände auf. Die Einzelheiten dieses Ent-

Digitized by Google

wickelungsganges waren nicht immer leicht aufzuklären, nachdem aber einmal der Gang der Zelltheilungen klargelegt ist, sind auch die Bilder erwachsener Basalknoten leicht verständlich. Im Allgemeinen stimmt der Aufbau des Knotens der jüngeren Blätter von Chara stelligera mit demjenigen der entsprechenden Blätter von Nitella gracilis und ihren Verwandten überein, nur finden wir stets unterhalb der

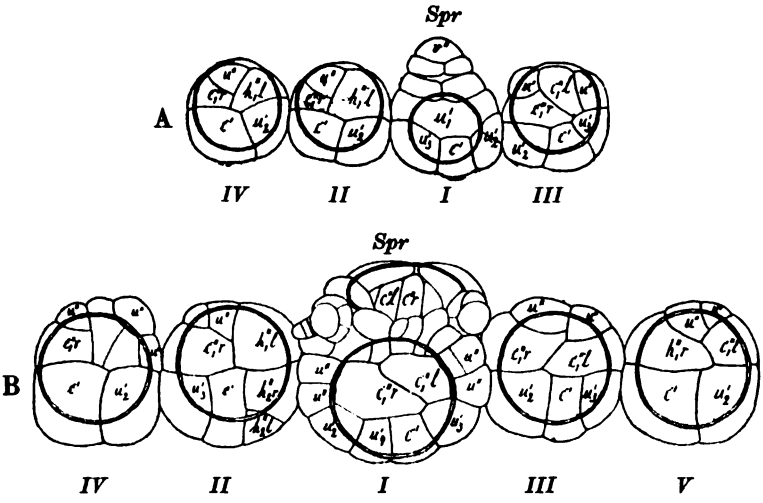


Fig. 54. Chara stelligera. Basalknoten der Blätter zweier junger Sprossknoten. *A* 95/1. *B* 65/1.

Scheibe des Basalknotens die Internodialzelle, welche den Nitellen fehlt. Ich will zur Demonstration des Gesagten die Basalknoten zweier Blattquirle eines verarmten Sprosses von Chara stelligera hier in naturgetreuer Abbildung vorführen. An dem oberen der in Figur 54 dargestellten Sprossknoten waren nur 4, am unteren noch 5 Blätter entwickelt. In den Basalknoten der Blätter II und IV in der Abbildung *A* und in denen der Blätter IV und V der Abbildung *B* ist ausser dem schon weiter vertheilten Segment u'_1 nur noch eine peripherische Zelle u'_2 gebildet, die Blätter *A* III und *B* II und III weisen dagegen ausser dem oberen Segment neben dem Reststück c' jederseits eine peripherische Zelle auf, u'_2 und u'_3, von denen die erstere im Blatt *B* II bereits in zwei Halbirungszellen h''_2r und h''_2l zerlegt worden ist. In wohlentwickelten Knoten kräftiger Pflanzen findet man fast immer unten im Knoten beiderseits neben der Restzelle peripherische Zellen. Bisweilen wird auch der Ring der

Digitized by Google

peripherischen Zellen geschlossen, indem sich die Restzelle c' durch eine Perikline in eine innere und eine peripherische Zelle theilt. Das Segment u'_1 nimmt in allen Fällen ungefähr die Hälfte des ganzen Knotenumfanges ein. Die Halbirungswand ist in den dargestellten Knoten überall schon gebildet. Bei *A* II und IV und ebenso bei *B* II und V ist eine der Halbirungszellen h'' dieses Segmentes noch ungetheilt, die andere aber und beide Halbirungszellen der übrigen Blätter weisen schon weitere Theilungen auf, durch welche die Halbirungszelle in eine oder einige peripherische Zellen u'' und in ein Reststück c'' zerlegt wurde.

Werfen wir nun auch noch einen Blick auf den Basalknoten des Blattes I in den beiden Figuren, so ist mit Hilfe der eingetragenen Zeichen der morphologische Werth der einzelnen Zellen auch hier leicht zu erkennen. Im Blatt I der Abbildung *A* weist der Basalknoten neben der Restzelle c' drei peripherischn Segmente u'_1, u'_2 und u'_3 auf, von denen das eine mit u'_2 bereits in zwei Zellen zertheilt ist, während u'_1 vorerst noch ungetheilt blieb. Dass indess dies erste Segment sich bezüglich der Zelltheilung nicht anders verhält als das Segment u'_1 der übrigen Blätter geht aus der Abbildung *B* hervor, welcher den Basalknoten des Blattes I schon in weiter vorgerücktem Entwickelungsstadium zeigt. Dort ist das Segment u'_1 bereits halbirt und jede Halbirungszelle ist in eine Restzelle c''_1 und in eine geringe Anzahl peripherischer Zellen u'' zerlegt worden. Ausserdem ist hier in der Basis des stark verbreiterten Blattes noch ein viertes peripherisches Segment u'_4 gebildet worden. Es ergibt sich also, dass sich der Basalknoten des Blattes I in allen wesentlichen Punkten genau so verhält, wie der Basalknoten der übrigen Blätter, und dass der Achselspross nicht wie bei Nitella gracilis und N. cernua ein Abkömmling dieses Knotens ist. Um den Ursprung des Seitensprosses, den Bau seines Basalknotens und den Zusammenhang desselben mit dem soeben besprochenen Basalknoten des Blattes I zu verstehen, ist es nöthig, die Entwickelungsgeschichte des Segmentes u_1 des Hauptsprossknotens von Anfang an zu verfolgen.

Die erste Theilung, welche in diesem Segment eintritt, trennt genau so wie bei den übrigen Blatturzellen den vorgewölbten Theil der Zelle als Scheitelzelle v' des Blattes von dem basalen Glied g'_1 ab. In dem letzteren tritt alsbald eine Theilung auf, die Theilungswand, welche hier den Basalknoten des Blattes von der im Spross verborgenen untersten Zelle scheidet, setzt sich aber nicht, wie in den übrigen Blattbasen, oben und unten an die Wände der Hauptsprossinternodien

Digitized by Google

an, sondern sie convergirt nach oben mit der ersten Theilungswand der Blattanlage und setzt sich an dieselbe an, so dass die scheibenförmige Urzelle des Basalknotens hier nach oben hin keilförmig gestaltet ist und oben den Umfang des Blattes nicht erreicht. In der Figur 55 *A* ist der mediane Längsschnitt durch das Blatt I eines jungen Knotens gezeichnet, aus welchem die Anlage des Basalknotens ersichtlich ist. Durch die Wand 1—1 ist die Scheitelzelle abgetrennt worden, welche sich bereits wieder in $v' + g'_2$ zertheilt hat. Die Wand 2—2, welche sich unten an das Hauptsprossinternodium, oben an die Wand 1—1 ansetzt, zerlegt die basale Gliederzelle in die

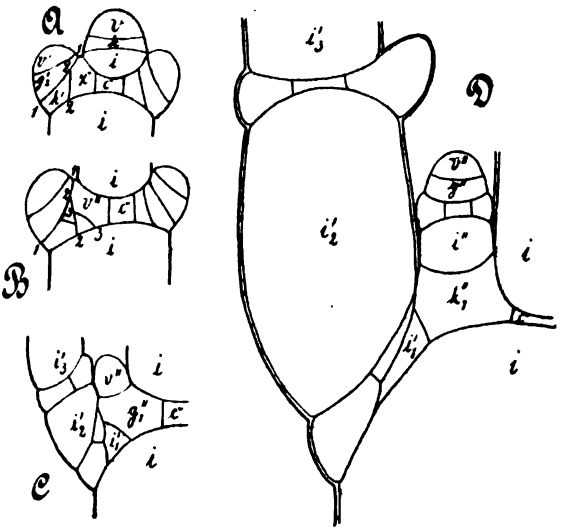


Fig. 55. Chara stelligera. Mediane Längsschnitte durch die Basis des Blattes I und des Seitensprosses an verschiedenen alten Hauptsprossknoten. Erklärung der Buchstaben und Zahlen im Text. 150/1.

keilförmige Knotenzelle k' und in eine grösstentheils im Hauptsprossknoten verborgene Zelle, welche in der Figur 55 *A* mit x bezeichnet ist. Diese letztere Zelle entspricht ihrer Entstehung nach der untersten Internodialzelle i'_1 der übrigen Blätter, deren Vorhandensein oben als ein auffälliger Unterschied zwischen dem Bau des Knotens der Charen und der Nitellen bezeichnet worden ist. Sie unterscheidet sich indess von diesen inneren Internodien, die ganz in den Hauptsprossknoten eingeschlossen sind, dadurch, dass sie infolge des schiefen Verlaufes der Wand 2—2 ein schmales Stück freier Oberfläche besitzt, welches

Digitized by Google

in der Achsel zwischen dem Blatt und dem nächst oberen Internodium des Hauptsprosses liegt. Aus der Zelle x entwickelt sich der Seitenspross. Bevor indess an derselben die Scheitelzelle zur Ausbildung gelangt, findet regelmässig noch eine Zelltheilung in ihr statt, welche in Figur 55 *B* im Längsschnitt der Blattanlage dargestellt ist. In dem Winkel nämlich, welcher in der Zelle x zwischen der Oberwand des unteren Hauptsprossinternodiums und der unteren Wand des Blattbasalknotens gebildet wird, tritt eine Wand 3—3 auf, welche die Zelle x in zwei ungleich grosse Zellen zerlegt. Die grössere derselben bezeichnen wir als Urzelle des Seitensprosses mit V''.

Ungefähr dasselbe Entwickelungsstadium des Basalknotens des Blattes I zeigen die Figuren 1 und 2 auf Tafel IV. Beide Figuren stellen dasselbe Object und zwar 1 in Aussenansicht, 2 im medianen (optischen) Längsschnitt, dar. In der Abbildung ist der obere Theil des Blattes I an der der Linie m—n in 2 entsprechenden Stelle fortgeschnitten, so dass der Basalknoten freiliegt; in demselben sind erst zwei peripherische Segmente u'_1 und u'_2 gebildet worden. Die Urzelle des Seitenzweiges v'' ist bereits deutlich über die Oberfläche des Hauptsprossknotens emporgewölbt. Die morphologische Natur der kleinen durch die Wand 3—3 in Figur 46 *B* von der Zelle x abgetrennten Zelle ist aus dem weiteren Verhalten derselben gleichfalls leicht festzustellen. Es zeigt sich nämlich, dass dieselbe keine Vegetationspunkte mehr zu liefern vermag. In selteneren Fällen schliesst diese Zelle ihre Entwickelung mit einfachem Wachsthum ab, gewöhnlich tritt in ihr entsprechend der Querausdehnung, welche sie mit der Verbreiterung der Basis des heranwachsenden Blattes I erleidet, eine senkrechte Theilungswand auf, seltener deren zwei. In der Figur 1 auf Tafel IV sieht man die beiden Theilzellen dieser Zelle unter dem Basalknoten des Blattes I durchscheinen. Die Lage, welche diese Zelle oder ihre Tochterzelle im erwachsenen Spross zu dem Basalspross des Blattes I einnehmen, gleicht so genau derjenigen, welche das im Hauptsprossknoten verborgene unterste Internodium i'_1 der übrigen Blätter zu dem entsprechenden Basalknoten zeigt, dass wir auch diese Zelle und die aus ihr gewöhnlich hervorgehenden beiden Tochterzellen als unterstes Internodium i'_1 des Blattes I ansehen können. Dass noch nachträglich eine Theilungswand in der Zelle i'_1 auftritt, kann die Berechtigung zu diesem Schluss nicht mindern, es handelt sich hier offenbar um eine für die Entwickelung unwesentliche Zelltheilung, ähnlich derjenigen, die wir in den stammeigenen Centralzellen der Nitellen beobachten konnten. Sie kann wie in diesen ganz

Digitized by Google

unterbleiben oder nach Bedarf sich wiederholen. Ausserdem habe ich auch den Fall beobachten können, dass die Zelle i'_1 in einem Blatt, welches keinen Achselspross deckte, eine Halbirungstheilung erfahren hatte, die dort freilich im Zusammenhang mit der Gestalt der Blattbasis, welche sehr weit auf das untere Stamminternodium herabgerückt war, in der Querrichtung verlief. Bevor wir nun die Entwickelung der Zelle V'' weiter verfolgen, mag zuerst noch die Eigenthümlichkeit, welche die Zertheilung der basalen Gliederzelle g'_1 des Blattes I bei Chara stelligera aufweist, in einer Formel festgelegt und mit dem Verhalten der gleichen Zelle bei den Nitellen verglichen werden. Für Nitella gracilis fanden wir die Formel

$$u_1 = v' + g'_1$$
$$g'_1 = k'_1$$

d. h. die Urzelle des Blattes I theilt sich in eine Scheitelzelle und eine zum grössten Theil im Hauptsprossknoten steckende erste Gliederzelle, welche direct zum Basalknoten des Blattes wird.

Für die Blätter II, III . . . von Lamprothamnus alopecuroides und ebenso für die gleichen Blätter der Chara stelligera gilt die Formel

$$u = v' + g'_1$$
$$g'_1 = k'_1 + i'_1$$

d. h. die Urzelle dieser Blätter theilt sich in Scheitelzelle und Gliederzelle. Die letztere wird wie im Hauptspross in Knoten und Internodium zerlegt. Für das Blatt I der Chara stelligera endlich muss unsere Formel lauten

$$u_1 = v' + g'_1$$
$$g'_1 = k'_1 + i'_1 + v''$$

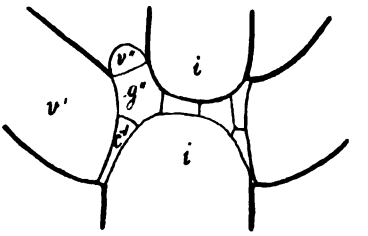


Fig. 56. Nittella gracilis. Längsschnitt eines Sprossknotens. Links ist Blatt I mit dem Achselspross median getroffen. v'' Scheitelzelle des Seitensprosses. g'' erste Gliederzelle desselben, welche direct zum Basalknoten wird.

d. h. die Blatturzelle theilt sich in eine Scheitelzelle und in eine erste Gliederzelle, aus der letzteren gehen der Blattknoten, das Internodium und die Urzelle des Seitensprosses hervor. Wir treffen also hier genau dieselbe Formel an, welche für das Verhalten der Zelle g'_1 im primären Segment der Knoten von Lamprothamnus alopecuroides im Abschnitt V auf Seite 120 constatirt worden ist, wenngleich die äussere Erscheinung des durch die Formel dargestellten Theilungsvorganges dort eine wesentlich andere ist.

Die Zelle V'', die Urzelle des Sprosses, entwickelt sich, wie die Vergleichung der Figuren 55 *B*, *C* und *D* ergibt, zunächst durch

Digitized by Google

Hervorwölbung an der freien Oberfläche. Die Vorwölbung wird alsbald als Scheitelzelle v'' abgeschnitten. Die zurückbleibende Gliederzelle g''_1 wird direct zum Basalknoten des Sprosses. Wir haben also hier, wenn wir von dem Ursprung der Zelle V'' absehen, genau dasselbe Verhalten dieser Zelle wie bei Nitella gracilis, wir können bezüglich der Entwickelung des Achselsprosses die Figur 55 *C* direct mit der Figur 56 vergleichen, welche das entsprechende Stadium der Achselsprossbildung bei Nitella gracilis darstellt.

Wir haben nun noch die weitere Ausbildung der Zelle $g''_1 = k''_1$ des Achselsprosses zu verfolgen. Dieselbe geht, wenn wir von den durch die räumliche Lagerung und die Gestalt der Zelle bedingten geringen Abweichungen absehen, genau in derselben Weise vor sich, wie die Ausbildung der Hauptsprossknoten nach dem Gesetz

$$\begin{aligned} k &= hr + hl \\ &= (cr + cl) + (u_1 + u_2 + \ldots u_{2n}). \end{aligned}$$

Die Form der Zelle g''_1 ändert sich während der Entwickelung, wie schon die Vergleichung ihrer Längsschnitte in Figur 55 *C* und *D* ergibt, nicht unwesentlich, besonders durch die Dickenzunahme der Hauptsprossinternodien und durch die Ausdehnung des Basalknotens des Blattes I. Die Form, welche die Zelle zur Zeit der ersten Zelltheilung einnimmt, ist nicht leicht räumlich darstellbar; ich will versuchen, dieselbe mit Hinweis auf den Querschnitt der Zelle in Figur 52 *E* und auf den Längsschnitt in Figur 55 *D* kurz zu beschreiben. Die Bodenfläche der Zelle wird von einem Wandstück des unteren Hauptsprossinternodiums gebildet. Nach rückwärts im Innern des Hauptsprossknotens grenzen die schmalen Wände der beiden im stumpfen Winkel aneinander stossenden stammeigenen Centralzellen, über denen sich als Fortsetzung der Rückwand der Zelle gewölbt nach vorne vorrückend die Wand des oberen Hauptsprossinternodiums erhebt. Seitlich grenzen die Urzellen des Blattes II und III oder die aus ihnen hervorgegangenen Zellen i'_1. Die Vorderwand der Zelle wird gebildet von der Innenwand der Zellen i'_1 des Blattes I, darüber von einem schmalen Streifen der Unterwand des Basalknotens und noch höher von einem kleinen kreisbogenförmigen Wandstück des ersten gestreckten Internodiums i'_2 des Blattes I. Oben schliesst die Zelle ein sattelförmiges Wandstück, aus dem sich mit ovaler oder annähernd kreisrunder Basis die Scheitelzelle des Sprosses v'' oder das aus ihr hervorgegangene Internodium i'' erhebt. Von dieser sattelförmigen Oberwand ist ein rings um die Zelle v'' respektive i'' gelegenes Stück freie Oberfläche, deren Flächen-

Digitized by Google

ausdehnung beiderseits vorne seitlich von dem Seitenspross am beträchtlichsten ist.

In der soeben beschriebenen Zelle tritt nun stets als erste Wand eine senkrechte Halbirungswand auf, welche nach rückwärts meist an das Wandstück der Zelle *cl* im Hauptsprossknoten ansetzt, so dass die eine der entstehenden Halbirungszellen $h''r$ mit den beiden stammeigenen Zellen des Hauptsprossknotens in directer Verbindung steht. Die Fig. 52 *E* auf Seite 129 stellt ein Entwickelungsstadium dar, in welchem der Basalknoten des Seitensprosses gerade erst die Halbirungswand aufweist. In dem in der Figur nach rechts liegenden Segment u_1 sind im Ganzen sechs Zellen sichtbar; die äusserste derselben ist der untere Theil eines Internodiums des aufsteigenden Blattes, die zweite Zelle, welche sich quer durch das ganze Segment erstreckt, ist das Segment u'_1 im Basalknoten des Blattes. Das anstossende Zellenpaar sind die Zellen i'_1, die wir als unterstes Internodium des Blattes deuten mussten. Den Rest endlich bilden die Halbirungszellen des Seitensprossknotens. Die grössere derselben, welche in der Figur nach oben gelegen ist und welche nach unserer Bezeichnungsweise $h''r$ heissen muss, steht nach dem Innern des Hauptsprossknoten zu mit beiden stammeigenen Centralzellen in unmittelbarer Berührung.

Die weitere Zertheilung des Basalknotens des Seitensprosses geht von der zum Tragblatt gewendeten Seite aus, die wir demnach also als Vorderseite zu bezeichnen haben. Dort entstehen rechts und links von der Halbirungswand die peripherischen Segmente u''_1 und u''_2. Die gebogenen Wände, durch welche diese beiden Zellen von den Halbirungszellen abgetrennt werden, gehen indess nicht bis auf die Bodenfläche der Knotenanlage hinab, sondern sie setzen sich unten an denjenigen Theil der Vorderwand an, welcher von dem Basalknoten des Blattes I und von der zugehörigen Internodialzelle i'_1 gebildet wird. In allen Fällen biegt sich die Wand, welche das Segment u''_1 abtrennt, unmittelbar an der Halbirungswand nach oben um, so dass dort die Restzelle der Halbirungszelle einen zapfenartigen Fortsatz behält, welcher gewissermaassen unter der Zelle u''_1 hindurch mit einer bestimmten Zelle des Blattbasalknotens in directer Verbindung bleibt. In meinem Material wiesen alle daraufhin untersuchten Sprossknoten an dem Basalknoten des Seitensprosses dieselbe Erscheinung auf, so dass ich nicht umhin kann, dieser scheinbar geringfügigen morphologischen Einzelheit eine gewisse Bedeutung beizumessen; wir werden darauf später zurückkommen.

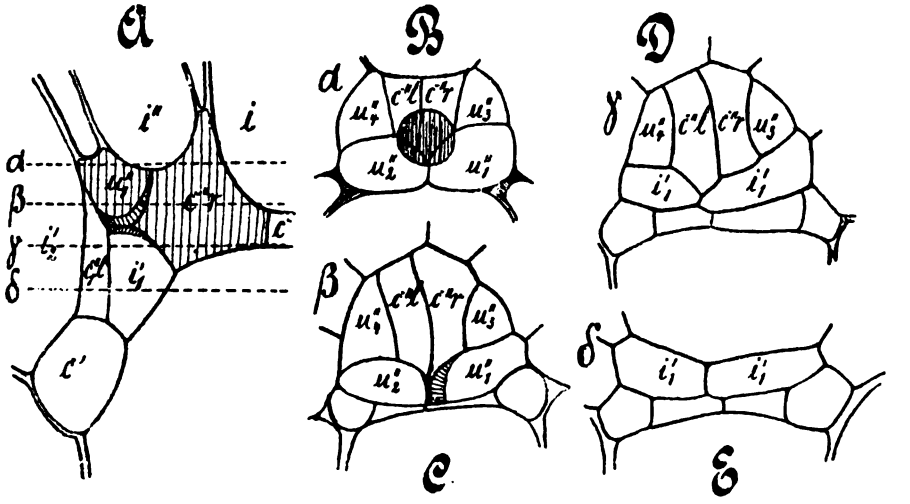
Digitized by Google

In jeder Halbirungszelle tritt nach der Anlage der Zellen u''_1 und u''_2 ein weiteres peripherisches Segment, die Zellen u''_3 und u''_4, auf. Die Wände, durch welche dieselben von den centralen Restzellen abgetrennt werden, setzen nach vorne an die ersten peripherischen Zellen an und verlaufen bis auf den Boden der Knotenanlage herabgehend annähernd parallel mit der Halbirungswand nach hinten. Bisweilen treten dann in dem schmalen Oberflächenstück, welches rückwärts von u''_3 und u''_4 zwischen dem Internodium des Hauptsprosses und des Seitensprosses liegt, noch zwei weitere peripherische Zellen u''_5 und u''_6 auf, welche den Ring der peripherischen Zellen nach hinten schliessen. Entsprechend den Oberflächenverhältnissen dringen die Zellen aber niemals in die Tiefe bis zur Bodenfläche des Segmentes vor; die Theilungswand, welche sie abtrennt, setzt an die Wände der Zellen u''_3 resp. u''_4 an und verläuft gegen die Halbirungswand hin schräg nach oben aus, so dass also die centralen Restzellen des Knotens $c''r$ und $c''l$ unter allen Umständen mit den gleichen Zellen des Hauptsprossknotens cr und cl in Berührung bleiben.

Bis zu dem nunmehr erreichten Stadium spielt sich der Entwickelungsvorgang in dem Segment u' aller Hauptsprossknoten von Chara stelligera, abgesehen von unwesentlichen Abweichungen, in gleicher Weise ab. Erst in der weiteren Entwickelung der peripherischen Zellen können je nach der Einwirkung der äusseren Umstände Verschiedenheiten hervortreten, die, wenn sie auch in jedem Falle mit den Bildungsgesetzen in Einklang stehen und keineswegs durch regellose Wucherungen beliebiger Zellen entstanden sind, doch eine directe Vergleichung der einzelnen Sprossknoten schwierig und unübersichtlich gestalten würden. Wir werden also das im bisher geschilderten Entwickelungsgange erreichte Stadium als Ausgangspunkt für die vergleichende Betrachtung verwenden, und es ist desshalb nöthig, dass wir uns die Raumverhältnisse und die gegenseitige Beziehung aller Zellen in diesem Stadium möglichst deutlich vor Augen stellen. In Figur 57 *A* ist ein medianer Längsschnitt durch den Basalknoten des Blattes I und des zugehörenden Seitensprosses nach einem Mikrotomschnitt gezeichnet. Die von dem Schnitt annähernd gestreifte Halbirungswand des Seitensprossknotens, welche in der Ebene der Zeichnung liegt, ist durch Schraffirung angedeutet. Die Bedeutung der einzelnen Zellen ist aus der eingetragenen Bezeichnung leicht zu entnehmen. Den punktirten Querlinien in der Figur entsprechen von oben nach unten die vier Querschnittbilder *B*, *C*, *D*, *E* in der Figur 48, welche einer Serie von Querschnitten durch die aus dem

Digitized by Google

Segment u_1 hervorgegangenen Zellgruppe eines Hauptsprossknotens entnommen sind. Ich brauche wohl nicht zu sagen, dass die Präperate, welche die Längs- und Querschnittbilder lieferten, nicht von dem nämlichen Knoten herstammen, wichtig aber scheint es mir, zu erwähnen, dass ich, um die Bilder neben einander verwenden zu können, nichts weiter geändert habe, als dass ich den Vergrösserungsmaassstab des Längsschnittbildes ein wenig verringerte. Dadurch ist wohl am besten der Beweis geliefert, dass nicht, wie man annahm, die Zelltheilungen in den Sprossknoten von Fall zu Fall wechselnd und ungleichmässig sind, sondern dass auch hier der Entwickelungsgang von der gleichen strengen Gesetzmässigkeit beherrscht wird, die in den anderen Theilen der Pflanze unsere Verwunderung erregt.



Figur 57. Chara stelligera. *A* medianer Längsschnitt durch die Basis des Blattes und des Seitensprosses. *B*, *C*, *D*, *E* successive Querschnitte, welche den gestrichelten Querlinien in *A* von oben nach unten in der Reihenfolge der griechischen Buchstaben entsprechen.

In den Querschnittbildern sind die zum Basalknoten des Seitensprosses gehörigen Zellen in der entsprechenden Weise mit Zeichen versehen, ebenso die beiden Zellen i'_1, welche zusammen das erste Internodium des Blattes darstellen. Die Zellen des Basalknotens des Blattes I sind der Uebersichtlichkeit wegen nicht bezeichnet worden, man wird durch Vergleichung der Querschnittbilder mit dem Längsschnitt in Figur 57 *A* und mit der Vorderansicht des entsprechenden Knotens in Figur 54 *B* ohne Schwierigkeit erkennen, dass von den vier Zellen, welche in den Figuren 57 *C*, *D* und *E* als Componenten

Digitized by Google

des Blattbasalknotens auftreten, die beiden mittleren, die Reststücke der Halbirungszellen des Segmentes u'_1 sind, während die beiden seitlichen Zellen peripherische Segmente dieser Halbirungszellen darstellen. Es handelt sich also hier um die Zellen, welche in dem Basalknoten des Blattes I in Figur 54 *B* von links nach rechts die Bezeichnungen u''; $c''_1 r$; $c''_1 l$ und u'' tragen. Mit Hilfe dieser Angaben und der eingetragenen Bezeichnungen dürften die Querschnittbilder in Figur 57 ohne Schwierigkeit verständlich sein. Der schraffirte Kreis in der Mitte der Figur 57 *B* ist das abgeschnittene Stück der Bodenwand des ersten Internodiums des Seitensprosses. Die schraffirte Wandstelle in der Zelle u''_1 der Figur 57 *C* zeigt die Stelle an, wo die von der Halbirungswand des Knotens zurücktretende erste Theilungswand den zapfenförmigen Fortsatz der Zelle $c''r$, wie früher erwähnt, zu dem Basalknoten des Blattes I vordringen lässt. In Figur 3 auf Tafel IV habe ich versucht, die Zellgruppe an der Basis des Blattes I und des Seitensprosses körperlich darzustellen und zwar sind die einzelnen Theile dieser Zellgruppe isolirt gezeichnet. *A* stellt den Achselspross dar. Derselbe trägt oben die Scheitelzelle v'' und besitzt ausser dem Basalknoten schon einen zweiten Knoten, an dem die Blätter des Quirls oben als Zellhöckerchen hervortreten. Das zwischen beiden Knoten liegende Internodium hat sich noch nicht gestreckt. An dem Basalknoten ist vorne ein unschattirter Kreisbogen sichtbar, die Stelle, an welcher der Knoten mit dem Blattinternodium i'_2 (vergl. Fig. 57) in Berührung steht. Die beiden Zellen, welche direct an die Fläche des Kreisbogens nach rückwärts anschliessen, wölben sich als breite Höcker über die Oberfläche des Knotens empor. Es sind die Zellen u''_1 und u''_2 des Basalknotens. Unter ihnen schauen seitlich die Zellen u''_3 und u''_4 hervor und in der Mitte die Centralzellen $c''r$ und $c''l$ des Basalknotens. An der Zelle $c''r$ ist vorne ein rhombisches Stück mit einem Sternchen bezeichnet, es ist das Flächenstück, welches sich direct an den Basalknoten des Blattes und zwar an die Zelle $c''_1 l$ anschliesst. Die Figur *B* zeigt die beiden Zellen, welche das Basalinternodium i'_1 des Blattes I zusammensetzen. Die schraffirten Flächenstücke an der oberen Rückwand dieser beiden Zellen sind die Berührungsflächen mit den Zellen des Basalknotens des Seitensprosses. Die schraffirten seitlichen Flächen grenzen an die Basalinternodien i'_1 der benachbarten Blätter. Die mit dem Sternchen bezeichnete obere Einbuchtung zwischen den beiden Zellen lässt das gesternte Flächenstück der Zelle $c''r$ frei. Die Oberfläche und die nach unten hin sanft geneigten Flächenstücke dieser beiden

Digitized by Google

Zellen grenzen in der natürlichen Lage an die Zellen des Blattbasalknotens. Der letztere ist in der Figur *C* dargestellt, seine Zellen sind durch die eingetragene Bezeichnung genügend charakterisirt, das Stück der Unterfläche in der Zelle *c''l*, welches mit der Centralzelle *c''r* zum Basalknoten des Seitensprosses in Berührung tritt, ist wiederum durch ein Sternchen bezeichnet. Um die natürliche gegenseitige Lage der hier isolirt gezeichneten Zellgruppen wieder herzustellen, müsste man sich also die beiden Figuren *B* und *C* soweit nach oben verschoben denken, dass die in ihnen gezeichneten Sternchen mit einander und mit dem Sternchen in der Figur *A* zusammenfallen.

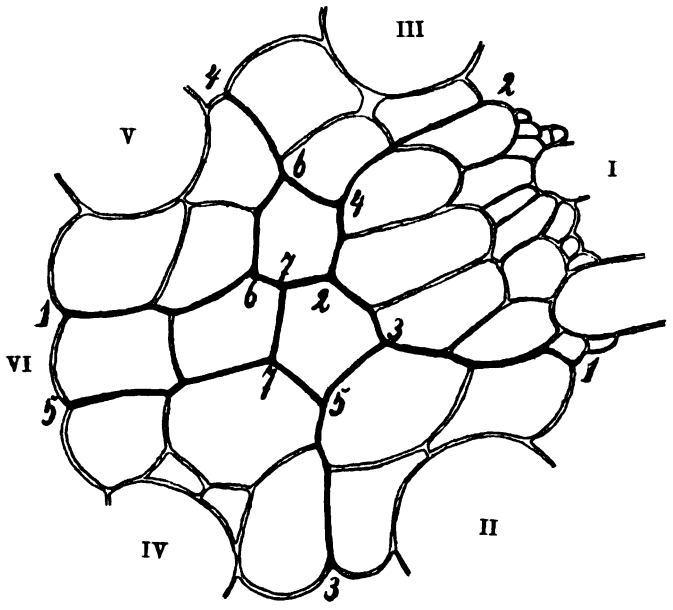


Fig. 58. Chara stelligera. Mittlerer Querschnitt eines älteren Sprossknotens. 42/1.

Der Basalknoten des Seitensprosses durchläuft meist sehr schnell das einfache Entwickelungsstadium, welches wir im Vorstehenden geschildert haben. Es handelt sich bei den eintretenden Veränderungen aber stets nur um eine Weiterentwickelung der peripherischen Zellen. Die im Innern des Basalknotens verborgenen Zellen bleiben unverändert, so dass man auch an Querschnitten ausgewachsener Knoten den Grundplan der ursprünglichen Zertheilung des Basalknotens des Seitensprosses stets noch erkennen kann. Der in Figur 58 gezeichnete Querschnitt eines alten Sprossknotens zeigt in dem aus

Digitized by Google

der ersten peripherischen Zelle hervorgegangenen Abschnitt I nach innen zu drei annähernd parallele Wände. Die beiden Zellen, welche der Hauptsache nach von diesen drei Wänden eingeschlossen werden, sind die Centralzellen *c''r* und *c''l* im Basalknoten des Seitensprosses. Beiderseits neben ihnen an ihre Längsseiten grenzend liegen die Reststücke der Segmente u''_3 und u''_4. Die nach aussen hin vor diesen vier Zellen liegenden Zellengruppen sind Theilzellen der Segmente u''_1 und u''_2.

An jedem Querschnitt, der in der Höhe der Centralzellen durch irgend einen Sprossknoten von Chara stelligera gelegt wird, findet man dasselbe Bild und damit den sicheren Beweis, dass bei der Ausbildung der Knoten nicht Zufall und Unregelmässigkeit, sondern unwandelbare Entwickelungsgesetze herrschen müssen.

Wie der Querschnitt des erwachsenen Knotens in Figur 58 zeigt, sind es vor allen Dingen die Zellen u''_1 und u''_2, welche Theilungen erfahren, die in der Regel zur Ausbildung von Sprossvegetationspunkten führten. Im einfachsten und zugleich gewöhnlichsten Falle wird dabei die Zelle direct zur Urzelle des Adventivsprosses, welche sich genau so, wie die Urzelle des normalen Seitensprosses, in eine Scheitelzelle und in eine Gliederzelle theilt. Die letztere wird direct zum Basalknoten, ihre Halbirungswand ist so gerichtet, dass die beiden centralen Restzellen mit der betreffenden Centralzelle des Seitensprossknotens in Berührung stehen. Die peripherischen Zellen dieser Adventivsprosse können zum Theil wieder direct zu Urzellen von Seitensprossen höherer Ordnung werden. Wenn wir erwägen, dass ausser den zahlreichen auf diese Weise gebildeten Vegetationspunkten auch die Abkömmlinge der peripherischen Zellen u''_3 und u''_4 im Basalknoten des normalen Seitensprosses Sprossvegetationspunkte liefern können, dass ferner, wie wir früher gesehen haben, auch in der Basis jedes anderen Blattes gewisse Zellen als ruhende Vegetationspunkte liegen, welche unter entsprechenden äusseren Umständen zu Sprossen auszuwachsen vermögen, so müssen wir bekennen, dass schon dadurch das Reproductionsvermögen der Sprossknoten von Chara stelligera als ein besonders hohes erscheint. Daneben aber können ausser den Wurzelhaaren auch noch Zweigkeime gebildet werden, welche die radiären Sprosse in einiger Entfernung von dem mütterlichen Knoten zur Entwickelung bringen und dadurch mit der Vermehrung der Individuen zugleich eine Ausbreitung der aus einem Knoten entspringenden Colonie über ein weiteres Areal vermitteln. Man darf diese Wirkung der Zweigvorkeime nicht unter-

Digitized by Google

schätzen, es handelt sich nicht um kurze Strecken von wenigen Millimetern, wie man vermuthen könnte, wenn man die Abbildungen vergleicht, welche Pringsheim von den Zweigvorkeimen der Chara fragilis gegeben hat,[1]) sondern das basale Glied der Zweigvorkeime erreicht unter bestimmten äusseren Umständen eine Länge bis zu 20 cm, vielleicht noch mehr; meine Experimente über diesen Punkt lassen einen sicheren Schluss über die obere Grenze dieser Ueberverlängerung des untersten Gliedes bisher überhaupt nicht zu. Ich werde später noch Gelegenheit finden auf diese Eigenthümlichkeit der Zweigvorkeime zurückzukommen.

In meiner Abhandlung über die Wurzelknöllchen der Characeen habe ich nachgewiesen, dass ein wesentlicher Unterschied zwischen dem Bau der zu Brutknöllchen umgewandelten Knoten der unterirdischen Sprosse und demjenigen der oberirdischen gleichfalls mit Stärke erfüllten Sprossknoten nicht vorhanden ist. Wir können also, um für den Ursprung und die Anordnung der Adventivsprosse am Hauptsprossknoten von Chara stelligera ein concretes Beispiel zu haben, hier dieselbe Figur verwenden, welche in jener Abhandlung zur Demonstration des Austreibens eines Brutknöllchens gegeben wurde und deren genauere Interpretation dort für später in Aussicht gestellt wurde. Der in Figur 59 dargestellte Sprossknoten trägt sechs Blätter, deren zahlreiche Internodien ebenso wie die Mehrzahl aller Knotenzellen mit Stärke vollgepfropft waren. Die Narben, welche das zerfallende Internodium des Hauptsprosses und dasjenige des normalen Seitensprosses hinterlassen haben, sind als grubige Vertiefungen wahrzunehmen. Die grösste derselben, über welche sich das Internodium des Haupt-

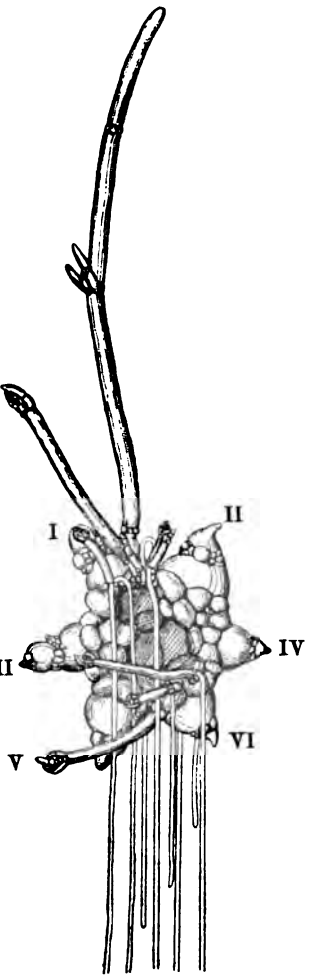


Fig. 59. Chara stelligera. Austreibende Bulbille. 9/1.

1) Pringsheim's Jahrbücher Bd. III, Taf. IX, X, XI.

Digitized by Google

sprosses erhob, lässt im Grunde ein Stück der ursprünglichen Halbirungswand und die beiden stammeigenen Zellen *cr* und *cl* erkennen. Die kleinere Grube war in dem der Zeichnung zu Grunde liegenden Präparat ganz mit einer Wucherung einzelliger Grünalgen erfüllt, so dass die Basalzellen des Seitensprossknotens nicht deutlich sichtbar waren. Die Lage dieser Narbe im Verein mit dem sichtbaren Theil der Halbirungswand gestattet uns aber die Numerirung der Blätter zu bestimmen, wie sie in der Figur vorgenommen ist. Ueber dem Blatt I unmittelbar am Rande der Narbe, welche der Seitenspross hinterlassen hat, stehen zwei radiäre Seitensprosse. Dieselben sind aus den Segmenten u''_1 und u''_2 im Basalknoten des Seitensprosses hervorgegangen. Der in der Figur links stehende dieser beiden Adventivsprosse, welcher also dem Segment u''_1 entspricht, ist klein geblieben, aus seinem Basalknoten entspringen einige Wurzelfäden, der andere stärker entwickelte Spross dagegen trägt aus der Zellgruppe an seiner Basis neben Wurzelfäden zwei weitere Adventivsprosse und zwei Zweigvorkeime, von denen der eine noch sehr klein ist, der zweite aber in der Figur als stattlichstes Adventivgebilde erscheint. Weitere Adventivsprosse und Haarwurzeln sind an den Basalknoten der Blätter V und VI aufgetreten; sie entspringen sämmtlich aus den peripherischen Abkömmlingen der Halbirungszellen des Segmentes u'_1. Die Blätter II, III und IV wiesen zu der Zeit, als das Präparat gezeichnet wurde, noch keinerlei Entwickelung auf; später traten auch an ihren Basalknoten, und zwar gleichfalls aus dem Segment u'_1, Haarwurzeln auf. Entsprechend der Bevorzugung, welche die Oberseite der Basalknoten der Blätter bei Chara stelligera erfährt, finden wir auch hier alle Adventivbildungen, nur an der Oberseite des Knotens von den an der Unterseite gelegenen Zellen wies nach Abschluss des Experimentes keine einzige eine weitere Entwickelung auf. Die Wurzelfäden, welche in der Figur unter dem Blatt VI hervortretend scheinbar der Unterseite des Knotens entstammen, entsprangen aus der zum Achelspross gehörigen Zellgruppe an der Basis des Blattes I und aus dem Wurzelknoten des grösseren Zweigvorkeims; sie waren nur unten herum gewachsen, was bei der aufrechten Stellung, die dem Knöllchen während des Austreibens gegeben wurde, nicht zu verwundern ist.

Digitized by Google

Tafelerklärung.

Tafel I.

Fig. 1—10. Die auf einander folgenden Entwickelungsstadien einer Sprossanlage von Chara aspera.

„ 11. Stärkekörnchen aus dem Wurzelknöllchen von Chara aspera.

„ 12. Stärkekörnchen aus dem Wurzelknöllchen von Chara aspera in verschiedenen Stadien der Auflösung.

„ 13. Längsschnitt durch das apikale Ende eines Wurzelknöllchens von Chara aspera.

„ 14. Stärkekörner mit Stärkebildner aus den Brutsternchen von Chara stelligera.

Tafel II.

Fig. 1—4. Junge Sprossknoten von Nitella syncarpa von vorne gesehen in verschiedenen Entwickelungsstadien. (Vgl. Text auf pag. 88 f.)

„ 5. Isolirtes Blatt von Nitella syncarpa, an welchen sich aus dem Blattknoten ein Zweig entwickelt hat. Die mittlere Figur zeigt das Blatt mit dem Adventivspross in schwacher Vergrösserung, in der linken Figur ist das Mittelstück des Blattes mit dem Knoten und der Basis des Adventivsprosses *(Spr.)* einen Tag später bei stärkerer Vergrösserung gezeichnet. An der Basis des Adventivsprosses sind mehrere Wurzelanlagen *(W)* aufgetreten. Der Adventivspross wurde dann weggeschnitten. Nach einigen Tagen haben sich nun die jüngsten Wurzelanlagen an seiner Basis zu Zweigvorkeimen *(Z)* entwickelt, was in der Figur rechts dargestellt ist. Im Text hat dieses Experiment noch nicht Erwähnung gefunden.

Tafel III.

Fig. 1. Nitella cernua. Männliche Pflanze in nat. Grösse.

„ 2. Gipfel einer weiblichen Pflanze.

„ 3. Blattspitze mit drei Oogonien. 20/1.

Tafel IV.

Fig. 1. Sprossgipfel von Chara stelligera. 125/1.

„ 2. Derselbe im Medianschnitt. 125/1 (Vgl. Text auf pag. 134.)

„ 3. Zellgruppe an der Basis des Blattes I bei Chara stelligera. (Vgl. Text auf pag. 140.)

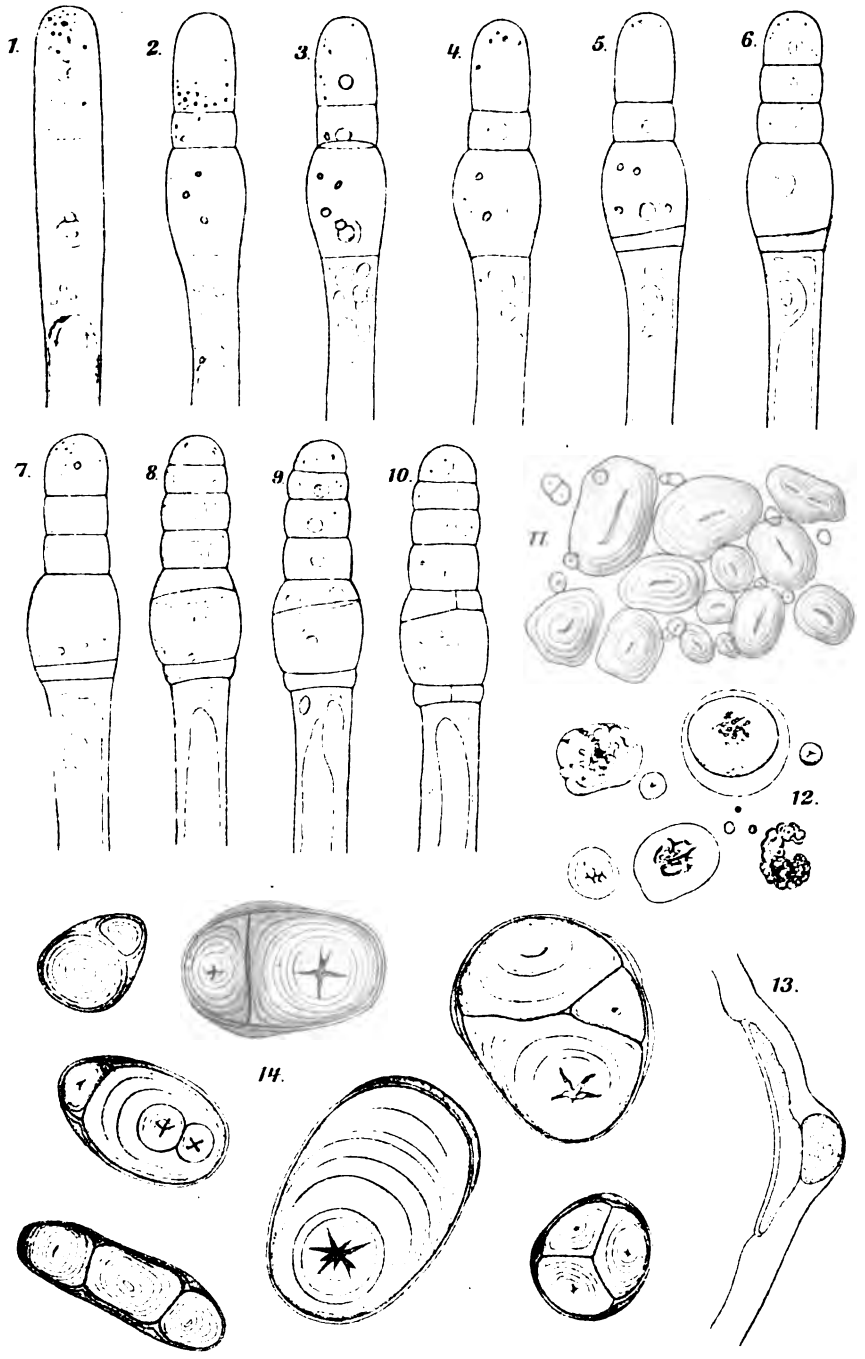
„ 4. Gipfelzellen eines Ausläufers von Nitella cernua. (Vgl. Text auf pag. 101.)

„ 5. Sprossgipfel von Tolypella intricata.

„ 6 und 7. Sprossknoten von Tolypella intricata. (Vgl. Text auf pag. 107.)

Digitized by Google

Digitized by Google

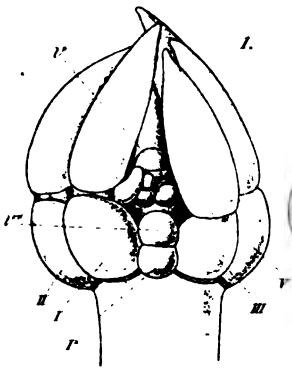


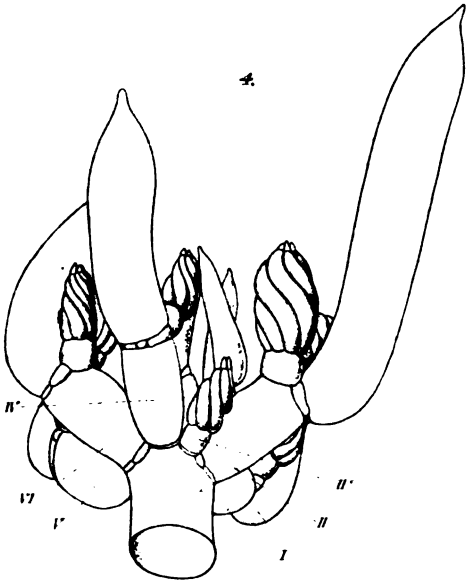
K. Giesenhagen del.

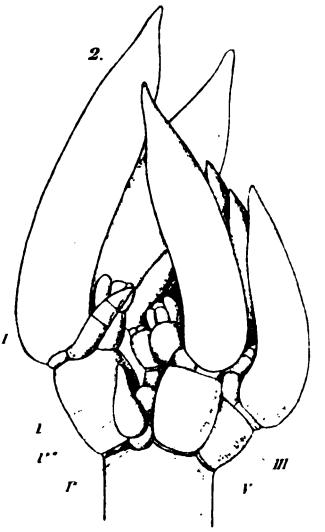
W. A. Meyn, Lith. Inst. Berlin, S.

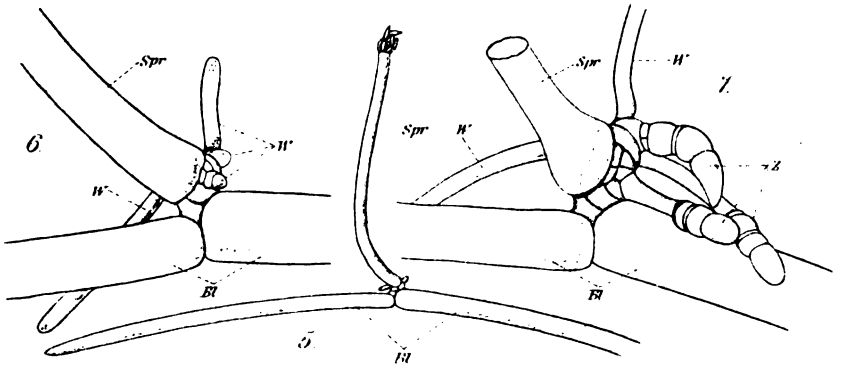
Digitized by Google

Digitized by Google





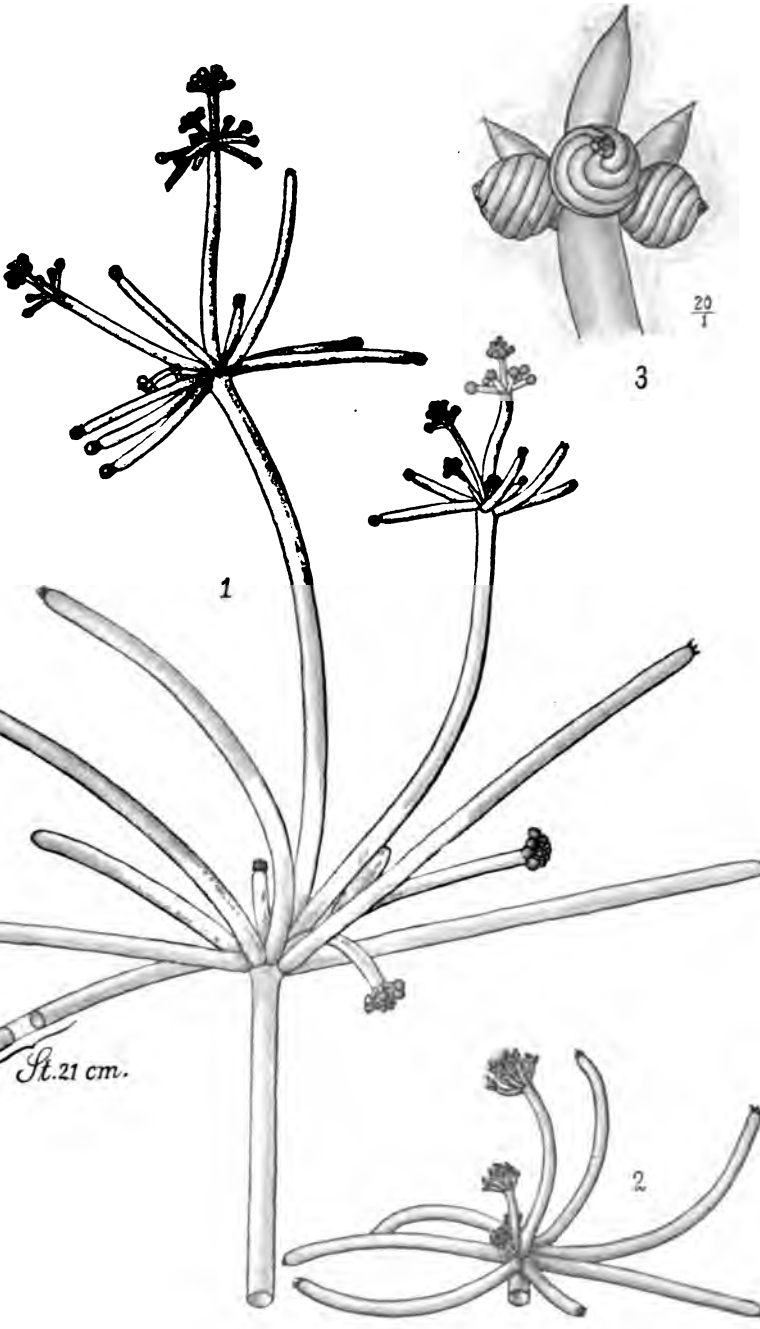




K. Griesbach del.

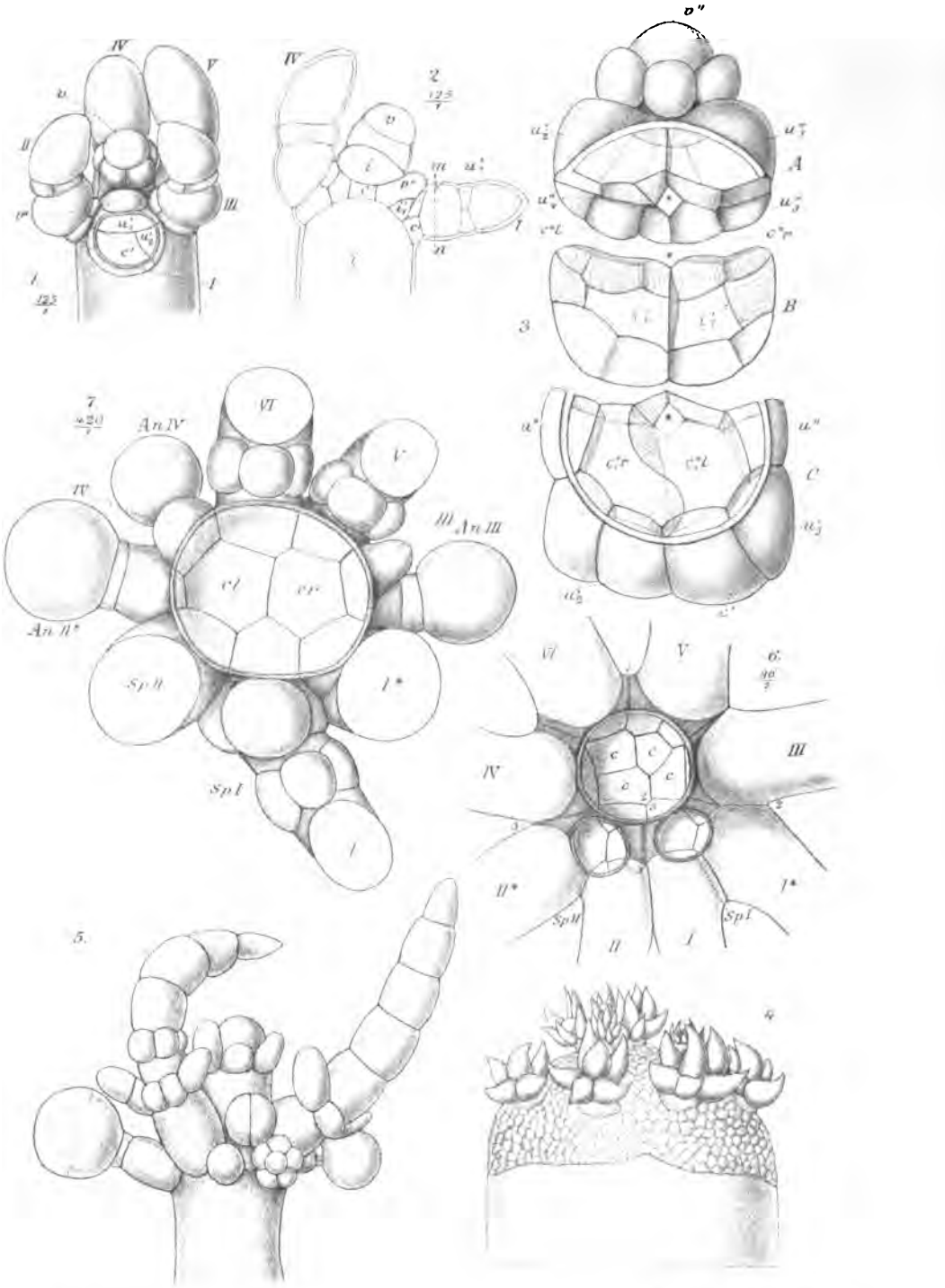
Digitized by Google

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google